Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung

Von

Eduard Strasburger
o. ö. Professor an der Universität Bonn

Mit drei lithographischen Tafeln





Jena
Verlag von Gustav Fischer
1909

Dieser Band bildet zugleich **Heft VII** der **Histologischen Beiträge** von Dr. Eduard Strasburger, Professor an der Universität Bonn. Siehe Rückseite des Umschlags.

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor an der Universität Bonn.

Heft VII.

Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.

Mit drei lithographischen Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1909.

Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.

Von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor an der Universität Bonn.

Mit drei lithographischen Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1909.

Vorwort.

Nach längerer Unterbrechung füge ich mit dieser Veröffentlichung ein neues Heft meinen „Histologischen Beiträgen" hinzu. Bedingt war die Pause im Erscheinen dieser Beiträge durch den Umstand, daß ich, an der Herausgabe der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik beteiligt, meine Aufsätze dort zu veröffentlichen mich veranlaßt sehe. Doch die vorliegende Arbeit übersteigt die gewohnten Maße eines Zeitschriftbeitrages und verlangt somit eine selbständige Veröffentlichung. Mit ihr mögen auch die älteren Hefte der Histologischen Beiträge in Erinnerung gebracht werden.

Bonn, Weihnachten 1908.

Inhaltsübersicht.

Seite

Die über das Geschlecht entscheidenden Vorgänge.
Sphaerocarpus.

Die im Herbst 1906 erschienene Arbeit von Albert Francis Blakeslee, Differentiation of Sex in Thallus, Gametophyte and Sporophyte[1]), welche im Anschluß an Fr. Noll die Mitteilung brachte, daß bei der diöcischen Marchantia polymorpha die Sporen desselben Sporangiums von verschiedenem Geschlecht sind, regte in mir die Frage an, ob nicht diöcische Lebermoose ein geeignetes Objekt abgeben könnten für die endgültige Entscheidung der Frage, ob die Trennung der Geschlechter sich bei der Teilung der Sporenmutterzellen dieser Pflanzen vollziehe. Von meinen Membranstudien her[2]) waren mir die Tetraden des diöcischen Sphaerocarpus terrestris in der Erinnerung, und ich mußte mir sagen, daß, wenn es gelänge, aus einer solchen Tetrade vier Pflänzchen zu erziehen, von diesen dann notwendigerweise zwei männlich und zwei weiblich sein müßten. In H. Leitgebs „Untersuchungen über die Lebermoose" [3]) stellte ich fest, daß Keimpflänzchen von Sphaerocarpus

1) Botanical Gazette, Vol. XLII, p. 161.

2) Ueber das Wachstum vegetabilischer Zellhäute, Histol. Beiträge, Heft II, 1889, S. 111.

3) Heft IV, 1879, S. 73.

terrestris sehr rasch zur Anlage der Geschlechtsorgane schreiten, so zwar, daß solche schon an Individuen von 0,1 mm Durchmesser zu finden sind. Andererseits hat auch K. Goebel auf das Pflänzchen als für exprimentell-morphologische Fragen sehr geeignet hingewiesen[1]). Da Sphaerocarpus terrestris in Italien verbreitet ist, wandte ich mich mit der Bitte um lebendes Material an den verdienten Bryologen Dr. E. Lévier in Florenz. Durch dessen Güte und durch die von Od. Beccari wurde ich mit dem betreffenden Lebermoos versorgt. Dr. E. Lévier machte mich weiterhin darauf aufmerksam, daß eine zweite Species von Sphaerocarpus, nämlich S. californicus Aust. von Ch. Douin bei Chartres nachgewiesen worden sei. Ein Aufsatz von Ch. Douin über französische Sphärocarpen in der Revue bryologique[2]) lehrte mich, daß der S. californicus weit größere Tetraden als S. terrestris ausbildet. Die Tetraden von S. californicus zeigen einen Durchmesser von 145—170 Tausendstelmillimeter, fangen also an mit dem bloßen Auge sichtbar zu werden, während der Durchmesser der Tetraden von S. terrestris nicht 90—120 Tausendstelmillimeter überschreitet. Ich beschloß daher, mich mit meinen Versuchen besonders an S. californicus zu halten, mit dem Prof. Th. Douin mich auch in der freundlichsten Weise versah. Mein Versuch zog sich aber in die Länge, weil mir völlig reife, keimfähige Sporen nicht zur Verfügung standen. Ende April dieses Jahres (1908) begab ich mich nach Chartres, wurde von Prof. Ch. Douin in den Vallon de Chavannes geleitet und konnte dort auf dem Boden der

1) Archegoniatenstudien. XI. Weitere Untersuchungen über Keimung und Regeneration bei Riella und Sphaerocarpus, Flora, Bd. XCVII, 1907, S. 215.

2) Les Sphaerocarpus français, im 34. Jahrgang dieser Revue, 1907, p. 105.

Aecker die beiden Sphaerocarpus-Arten in ungeahnter Fülle schauen. In unserem botanischen Garten vorgenommene Aussaaten wollten bei alledem nicht recht gedeihen. Anfang November erbat ich mir Bodenstücke mit jung gekeimten Pflanzen aus Chartres. Ihre Untersuchung bestärkte mich in der Ueberzeugung, daß meine Voraussetzung richtig war, doch reichte das Material nicht aus zum endgültigen Abschluß der Untersuchung. Da gleichzeitig die beste meiner Kulturen, infolge eines Versehens, in ihrer Weiterentwicklung stockte, wandte ich mich brieflich an Prof. Ch. Douin mit der Bitte, daß er an dem Orte selbst, wo die Sphärocarpen so üppig wachsen, nach Vierlingen suche, die je einer Tetrade entstammen und feststelle, ob dann zwei Männchen und zwei Weibchen die Gruppe bilden.

Vorausgeschickt sei, daß Ch. Douin in der Revue bryologique von 1903[1]) einen sehr eingehenden Aufsatz über Sphaerocarpus terrestris veröffentlicht hat. In diesem Aufsatz wird die Entwicklung des Thallus dieses Pflänzchens beschrieben, der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Thalli hervorgehoben und über Bau und Anordnung ihrer Geschlechtsorgane berichtet. Entsprechende Bilder illustrieren die Schilderung.

Die Feststellung, um die ich Prof. Ch. Douin bat, bezog sich somit auf ein Objekt, das ihm auf das genaueste bekannt war.

Die Sporen von Sphaerocarpus keimen auf ihrem natürlichen Standorte nach den ersten Regen im Herbst, also entsprach das Datum meiner Bitte auch der Zeit, in der die Entscheidung im Freien zu fällen war.

---

1) No. 3, p. 44.

Prof. Ch. Douin nahm meine Bitte mit höchstem Interesse und größtem Eifer auf, wofür ich ihm verbindlichsten Dank schulde.

Schon am 6. Dezember erhielt ich von Prof. Ch. Douin einen ausführlichen Bericht über das Verhalten der von ihm untersuchten Pflänzchen, sowohl von Sphaerocarpus californicus wie von S. terrestris.

Prof. Ch. Donin hat 81 Gruppen junger Pflänzchen aus dem Vallon de Chavannes bei Chartres auf die in Betracht kommende Geschlechtsverteilung geprüft. In dieser Zahl waren 9 Doppelgruppen vertreten, die je zwei Tetraden entstammten.

Von jenen 81 Gruppen zeigten sich 43 der theoretischen Voraussetzung völlig entsprechend, aus je zwei männlichen und je zwei weiblichen Thalli gebildet.

Zwei Gruppen hatten vier männliche und vier weibliche Thalli aufzuweisen, sie entstammten zweifellos je zwei Tetraden.

In sechs Gruppen waren je zwei Thalli weiblich, der dritte Thallus trug Antheridien, der vierte erschien steril. Bei eingehender Untersuchung ließ sich an drei der steril gebliebenen Thalli noch je ein verkümmertes Antheridium, innerhalb eines ebenfalls verkümmerten Involucrum entdecken, so daß diese drei Fälle sich damit in Wirklichkeit als zu den 43 erst genannten gehörend erwiesen.

Zwei weitere Gruppen bestanden aus je vier weiblichen je drei männlichen Thalli und je einem sterilen Individuum. Bei weiterer Prüfung gelang es, für den einen scheinbar sterilen Thallus noch das männliche Geschlecht sicherzustellen.

In fünf Fällen stand einem weiblichen Thallus ein männlicher gegenüber. An sechs dieser zehn Thalli ließ sich

mit Bestimmtheit die Herabsetzung der Zahl auf die Verwachsung von je zwei Thalli zurückführen.

Einmal fand sich ein weiblicher Doppelthallus mit zwei einfachen männlichen vereint.

Eine Gruppe hatte zwei weibliche Doppelthalli, drei einfache männliche Thalli und einen sterilen Thallus aufzuweisen.

In einer Gruppe waren zwei weibliche Doppelthalli und vier einfache männliche Thalli zu sehen.

Eine Gruppe hatte einen weiblichen und einen männlichen Thallus und dazu zwei sterile Individuen.

In einem Falle war der männliche Thallus aus zwei durch Verwachsung erzeugt und mit zwei einfachen weiblichen Thalli verbunden.

Endlich lag auch eine Gruppe vor mit zwei weiblichen und zwei sterilen Thalli.

Aus dem allen ergibt sich, daß von 81 untersuchten Pflänzchengruppen von Sphaerocarpus 64 der geforderten Regel entsprachen.

In 13 Fällen blieb das Ergebnis unentschieden, weil nur ein Thallus in der Gruppe fertil war, oder die Gruppe zwei fertile Thalli von demselben Geschlecht und zwei sterile aufwies, oder weil nicht genau kontrollierbare Verwachsungen im Spiel waren, oder endlich weil die Zahl der Thalli nicht stimmte, wohl infolge unterbliebener Keimung einzelner Sporen der Tetraden oder ihrer Lostrennung von den anderen.

Doch vier Fälle wollten sich nicht fügen. Eine Gruppe zeigte fünf weibliche und drei männliche Thalli, eine andere Gruppe drei männliche Thalli verbunden mit nur einem weiblichen Pflänzchen; in zwei Gruppen endlich war je ein männliches mit je drei weiblichen Individuen zu sehen.

Wodurch diese ganz vereinzelten Ausnahmen veranlaßt waren, läßt sich nicht sagen; Ch. Douin meint dazu: solche Ausnahmen bestätigten nur die Regel.

Diesen Eindruck dürfte jeder empfangen haben, der das Vorausgehende las, und er wird mir wohl in dem Schluß beistimmen, daß die Annahme, daß bei diöcischen Bryophyten die Geschlechtstrennung bei der Teilung der Sporen mutterzelle sich vollzieht, nunmehr als Tatsache gelten kann.

Auf Grund ihrer Versuche mit diöcischen Laubmoosen waren Élie und Émile Marchal geneigt, anzunehmen, daß es die „réduction chromatique“ ist, auf welche die Trennung der Geschlechter in den Sporen zurückzuführen sei [1]). Ich suchte diese Annahme des weiteren zu stützen [2]). Aus dem hier Mitgeteilten geht endgültig hervor, daß die Geschlechtstrennung der diöcischen Bryophyten an die meiotischen [3]) Teilungen der Sporenmutterzellen geknüpft ist, ob sie aber bei der Reduktionsteilung oder der homöotypischen Teilung vor sich geht, wird dadurch natürlich nicht entschieden. Man dürfte zunächst geneigt sein, sie mit der Reduktionsteilung, bei der die Scheidung der Erbein-

1) Aposporie et sexualité chez les Mousses, Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique, Classe des Sciences, No. 7, 1907, p. 788.

2) Chromosomenzahlen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 552 ff.

3) Ich habe die beiden zusammengehörenden Teilungsschritte der Gonotokonten, d. h. die Reduktionsteilung und die homöotypische Teilung bisher als allotypische miteinander vereint (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 3). In demselben Jahre schlugen I. Bretland Farmer und I. E. S. Moore vor, sie als „Meiosis oder meiotic phase“ zusammenzufassen (Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. XLVIII, 1905, p. 489). Da sich diese Bezeichnung in den Ländern englischer Zunge immer mehr verbreitet, so scheint mir internationales Entgegenkommen hier geboten, und ich adoptiere des weiteren den Ausdruck. Davon, daß Meiosis schon früher für Bezeichnung krankhafter Verkleinerung von Körperteilchen benutzt worden ist, glaube ich absehen zu dürfen.

heiten sich vollzieht, in Verbindung zu bringen, doch handelt es sich in beiden Vorgängen, wie im folgenden des näheren begründet werden soll, um verschiedene Dinge.

Von der geschlechtlichen Trennung, die bei den diöcischen Bryophyten an die meiotischen Teilungen der Sporenmutterzelle geknüpft ist, sind die Vorgänge, welche bei diöcischen Phanerogamen geschlechtsbestimmend wirken, durch einen weiten Weg fortschreitender phylogenetischer Entwicklung geschieden. Doch auch bei diözischen Phanerogamen wurde die sexuelle Sonderung an die Teilung der Gonotokonten geknüpft.

Wie die Beziehungen liegen, ob ein Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen besteht, hat meine Gedanken viel beschäftigt.

Ueber das Ergebnis, zu dem ich gelangte, will ich hier berichten.

Wie im ganzen organischen Reiche auf einer bestimmten Höhe der Entwicklung sich in übereinstimmender Weise Geschlechtsdifferenzierung und Befruchtung einstellten, so führte die fortschreitende Arbeitsteilung auch zur Trennung der Geschlechter: zur Diöcie.

Ich denke mir, entsprechend einer Vorstellung, die in dieser Arbeit später noch des näheren entwickelt werden soll und von der ich die steigende Komplikation und schließliche Uebereinstimmung der Kernteilungsvorgänge in beiden organischen Reichen ableite, daß die geschlechtliche Sonderung sich jedesmal dann einstellte, wenn die im Zellkern vertretenen Erbeinheiten einen bestimmten Grad von Verschiedenheit untereinander erlangten. Solange jedes Merkmal durch eine Mehrzahl gleicher Erbeinheiten im Kern vertreten war, so wie ich das für die unteren Stufen der Entwicklung annehmen möchte, konnten geringe Ab-

weichungen im Verhalten einer jeden Einheit durch die entgegengetzten einer ihr entsprechenden anderen bei deren Wechselwirkung sich ausgleichen. Durch die fortschreitende Einschränkung der Merkmale auf einzelne Erbeinheiten wurde die Befruchtung nötig, eine Vereinigung abweichend modifizierter homologer Einheiten aus Kernen von verschiedenen Individuen derselben Art.

Am sichersten führte zu diesem Ergebnis die Diöcie, die freilich bei festsitzenden Landpflanzen auf mannigfache Schwierigkeiten stoßen mußte, daher nicht in solchem Umfang wie im Tierreich sich ausbilden konnte.

Durch die Befruchtung mußte in allen Fällen die Zahl der Erbeinheiten der Kerne eine Verdoppelung erfahren. Das Produkt wurde diploid im Verhältnis zu den haploiden Erzeugern.

Den Ursprung des Generationswechsels finde ich in der Ausgestaltung des Befruchtungsproduktes zu einem besonderen Bionten.

Auf jeden Befruchtungsvorgang muß, meiner Ansicht nach, Reduktionsteilung der Kerne folgen. Durch sie wird der Nutzeffekt der Befruchtung: Ausgleich der Abweichungen und Schaffung neuer Kombinationen, erst erreicht, der haploide Zustand wiederhergestellt und eine Summierung der Erbeinheiten verhindert.

Folgt die Reduktionsteilung unmittelbar auf die Befruchtung, so ist der diploide Zustand auf das Befruchtungsprodukt beschränkt. Will man das bereits als Generationswechsel bezeichnen, so ist die diploide Generation in ihm eben nur durch die, meist eine Zeitlang ruhende, Zygote vertreten [1]).

---

1) In annähernd solche Worte habe ich meinen Gedanken schon in dem Aufsatz über Chromosomenzahlen usw., a. a. O. S. 548 unten, gefaßt.

Daß bei derartigen Organismen echte Parthenogenesis sich leichter als bei solchen einstellt, die hierfür ein mit besonderen Lebensaufgaben betrautes Glied aus ihrem Generationswechsel auszuschalten hätten, oder es mit haploiden Kernen ausstatten müssen, ist unschwer zu begreifen.

Schon solche geschlechtlich differenzierte Pflanzen, die nur in der haploiden, also der ursprünglichen Generation als selbständige Bionten existieren, haben öfters den Weg zur Diöcie eingeschlagen. Selbst bei Ulothrix, die an der unteren Grenze der geschlechtlichen Sonderung steht und die so leicht zur parthenogenetischen Entwicklung sich bequemt, kopulieren miteinander nur Gameten aus verschiedenen Fäden[1]. Die Fäden sind somit getrenntgeschlechtlich, und ich darf kaum daran zweifeln, daß es auch bei dieser Pflanze eine der beiden meiotischen Teilungen ist, die bei der Keimung der Zygote sich vollziehen müssen, bei der die Geschlechtstrennung vor sich geht.

Den hermaphroditen Zustand sehe ich als den ursprünglichen an, da doch die Ausbildung von Geschlechtsprodukten der Befruchtung vorangehen muß, durch diese erst die diploide Zygote zustande kommt, die Teilungen der letzteren aber erst die Bedingungen für Diöcie schaffen.

Doch damit eine Pflanze, die in dem ursprünglichen, hermaphroditen Zustand sich befindet, ihre zweierlei Geschlechtsorgane bilde, müssen sich, ohne meiotische Teilungen, innerhalb ihrer haploiden Kerne sexuell verschiedene Tendenzen abwechselnd äußern können. Ja, diese Art der getrennten bisexuellen Aeußerung ist die ursprüngliche. Die meiotische Kernteilung greift erst weiterhin ein, um

1) Die Literatur dazu bei Fr. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, 1904, S. 199.

die in demselben Individuum zuvor vereinten beiden Geschlechtstendenzen auf verschiedene Individuen zu verteilen. Sie legt damit das sexuelle Verhalten so fest, daß nur das eine der beiden Geschlechter, das dominierende, in dem gegebenen Individuum zur Auslösung gelangen kann.

Bei Pflanzen, die im Wasser leben und durch dessen Vermittlung ihre Geschlechtsprodukte austauschen, stieß die Durchführung der Diöcie nicht auf zu große Schwierigkeiten. Bei pflanzlichen Landesbewohnern mußte das anders werden. Die Bryophyten und Pteridophyten lehren es übereinstimmend. Der hermaphrodite Zustand bleibt bei ihnen der vorherrschende. Von ihm aus lassen sich wieder jene Abweichungen ableiten, die, durch den Drang nach Diöcie bedingt, zu ihr führen.

Im Generationswechsel der Bryophyten behält die haploide Generation die Oberhand. Sie bringt es in einer ganzen Anzahl von Gattungen, bezw. von Arten einer Gattung, zur diöcischen Trennung ihrer Individuen. In der diploiden Generation, die aus dem Befruchtungsprodukt hervorgeht, dem Sporogon, kommen die beiden geschlechtlichen Tendenzen zur hermaphroditen Vereinigung, und Élie und Émile Marchal stellten fest[1]), daß die künstlich diploiden Moospflänzchen, welche sie in Kulturen aus solchem Protonema zu gewinnen vermochten, das sie den diploiden Sporogonen entlockten, beiderlei Geschlechtsorgane produzieren. Die beiden, in jedem Moossporophyt vereinigten geschlechtlichen Tendenzen gelangen, wie wir nunmehr bestimmt behaupten können, bei den meiotischen Teilungen der Sporenmutterzellen zur Trennung, so daß

1) Aposporie et sexualité chez les Mousses, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Classe des Sciences, No. 7, 1907, p. 765.

die eine Hälfte der Sporen zu männlichen, die andere zu weiblichen haploiden Moospflänzchen auskeimt.

Bei den Gefäßkryptogamen, wo bekanntlich das diploide Produkt der Befruchtung die herrschende Generation darstellt, finden wir zunächst wieder den hermaphroditen Zustand vor. Die ursprüngliche haploide Generation, das Prothallium, trägt beiderlei Geschlechtsorgane. Zwei Geschlechtstendenzen sind tatsächlich in dem Prothallium vertreten, die sich in der Bildung von Antheridien und Archegonien nacheinander äußern, also in derselben Weise getrennt zur Wirkung gelangen, wie in den ursprünglichsten hermaphroditen Wesen. Der Sporophyt kommt aus der Vereinigung von zwei haploiden Kernen, deren sexuelle Tendenzen im Prothallium getrennt wurden, zustande. Er wird demgemäß wieder hermaphrodit und bildet in den homosporen Filicoiden seine Sporangien und Sporen ohne eine Sonderung seiner geschlechtlichen Anlagen aus. Anders bei den heterosporen Gefäßkryptogamen. Da werden auch im Sporophyt, ähnlich wie zuvor im Gametophyt, die beiden in den hermaphroditen Kernen vereinigten sexuellen Tendenzen getrennt in Tätigkeit gesetzt, und das Ergebnis ist die Bildung der mit männlichen bezw. weiblichen Tendenzen ausgestatteten Anlagen für Mikro- und Makrosporen. Die Trennung der geschlechtlichen Aeußerungen hat sich hier wieder, nach ursprünglichem Muster, im Entwicklungsgang des seiner Anlage nach hermaphroditen Individuums vollzogen. Sie legt die weiteren Entwicklungsvorgänge solchermaßen fest, daß durch sie die Diöcie der nächsten haploiden Generation bedingt wird. Ueber die männlichen Tendenzen der Mikrosporenmutterzellen, die weiblichen der Makrosporenmutterzellen haben ähnliche sexuelle Scheidungen bestimmt, wie zuvor über die männliche Tendenz eines An-

theridiums und die weibliche eines Archegoniums im Prothallium. Da der ganzen Mikrosporenmutterzelle männliche, der ganzen Makrosporenmutterzelle weibliche Tendenz bereits zukommt, so ist es somit diese schon vollzogene Geschlechtstrennung und nicht die meiotische Teilung in diesen Mutterzellen, welche über das Geschlecht der erzeugten Prothallien und somit über die Diöcie der erzeugten haploiden Generation bestimmt. Die Aufgabe, welche der meiotischen Teilung bei den ursprünglich diöcischen haploiden Wesen, etwa einer Ulothrix, oder den von A. F. Blakeslee untersuchten heterothallischen Mucorineen[1]), allem Anschein nach zufällt, die Geschlechtstendenzen zu trennen, und die sie auch bei den diöcischen Bryophyten ganz sicher vollzieht, hat sie somit bei den heterosporen Gefäßkryptogamen nicht zu erfüllen.

Nun stellt sich aber die Diöcie der heterosporen diploiden Generation im fortschreitenden Gang der phylogenetischen Entwicklung der Filicoiden ein, und sie zu erklären, wird zu einem neuen Problem. C. Correns und Fr. Noll[2]), kommen auf Grund ihrer Versuche zu dem übereinstimmenden Ergebnis, daß den Eiern der diöcischen Phanerogamen weibliche Tendenz zukommt. Für die männlichen Geschlechtsprodukte gelangt C. Correns zu dem Schluß, daß sie zur Hälfte mit männlicher, zur Hälfte mit weiblicher Tendenz ausgestattet seien und daß die männliche Tendenz des männlichen Geschlechtsprodukts über die weibliche des Eies, nach deren Vereinigung, dominiere, so daß im Prinzip ebensoviel Männchen wie Weibchen entstehen müßten. Fr. Noll gibt dem über das Geschlecht

1) Vergl. dazu meinen Aufsatz über Chromosomenzahlen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 557.

2) In den wiederholt schon zitierten Publikationen.

der diploiden Generation entscheidenden Einfluß der männlichen Geschlechtsprodukte eine andere Deutung. Er hält es für wahrscheinlich, daß, wie den Geschlechtszellen der weiblichen Individuen nur weibliche, denen der männlichen nur männliche Tendenz zukomme, sie in ihnen aber verschieden stark zum Ausdruck komme. „In einem Teil der väterlichen Geschlechtszellen prävaliert die männliche Tendenz über die weibliche der Eizelle derart, daß der Nachkomme männlich wird; in dem anderen Teil unterliegt die männliche Tendenz gegenüber der weiblichen in der Eizelle mit dem Erfolg, daß der Nachkomme weiblich wird“ [1]).

Die phylogenetischen Erwägungen, die meine Schlüsse geleitet haben, führen mich zu dem nämlichen Schlusse, zu dem Fr. Noll gelangte. Da über die männliche Tendenz der Mikrosporenmutterzellen bei ihrer Anlage bestimmt war, ja diese ihre Trennung von den Makrosporenmutterzellen veranlaßte, kann die Reduktionsteilung in der Mikrosporenmutterzelle wohl eine Scheidung ungleich starker männlicher Tendenzen vornehmen, nicht aber die zuvor schon durchgeführte Trennung männlicher und weiblicher Tendenzen vollziehen. Die verschiedene Stärke der männlichen Tendenz hindert die Mikrosporen bezw. Pollenkörner nicht daran, übereinstimmend eine männliche haploide Generation hervorzubringen, während, wenn die Hälfte der Mikrosporen weiblich veranlagt wäre, sich von ihnen bereits die Bildung einer weiblichen haploiden Generation erwarten ließe.

Bei den Metazoen liegen ganz entsprechende Verhältnisse wie bei Metaphyten vor. Wie in Vorgängen der

---

1) a. a. O. S. 84.

Kernteilung und Befruchtung, wurde auch in der sexuellen Differenzierung ein übereinstimmender Weg der phylogenetischen Entwicklung eingehalten. Bei Pflanzen wie bei Tieren, und zwar bei letzteren wesentlich früher, gelangte die diploide, dem Befruchtungsakt entstammende Generation zur Herrschaft. Die „Geschlechtsorgane“, welche diese Generation bei den Metazoen hervorbringt, entsprechen den Mikro- und Makrosporangien der Metaphyten. Die freie Beweglichkeit der Tiere ließ die Diöcie der diploiden Generation leichter zustande kommen und sich auch bewähren, während bei der unbeweglichen Pflanze durch die Diözie nicht selten die Befruchtung erschwert wurde, was wiederholt apogame Erscheinungen auslöste. Nur den so überaus zähen, in vielen Beziehungen vorzüglich ausgestatteten Nadelhölzern, die dem Wechsel der geologischen Zeitalter ohne tiefere Aenderung zu widerstehen vermochten, gelang es vielfach, durch massenhafte Pollenproduktion, bei Windbestäubung, die Diöcie dauernd zu ertragen. — Wie bei den diöcischen Phanerogamen die Gonotokonten in den Mikrosporangien männliche, in den Makrosporangien weibliche Geschlechtsprodukte bilden, erzeugen die Gonotokonten der Geschlechtsorgane der Tiere einerseits Spermatozoen, andererseits Eier. In beiden Fällen ist die Diöcie der diploiden Generation mit der Diöcie der haploiden verbunden.

Alle diese zahlreichen in gleicher Folge aneinander schließenden Phasen in der sexuellen Phylogenie der Metaphyten und Metazoen mußten es bedingen, daß auch der letzte Schritt übereinstimmend vollzogen wurde, und daß dem meiotischen Teilungsvorgang in den männlichen Gonotokonten die Entscheidung über die Diöcie der diploiden Generation zufiel.

C. Correns versuchte es bereits in seiner verdienst-

vollen Arbeit, die Ergebnisse, zu denen er mit höheren Pflanzen gelangte, auf das Tierreich zu übertragen[1]). Er eliminiert zunächst aus der Betrachtung das eigenartige Verhalten parthenogenetischer Fälle im Tierreich, das zum Teil noch näherer Aufklärung bedarf. Bei höheren Gewächsen sehen wir apogame Eier das Geschlecht der Mutter wiederholen. Entgegengesetzte Angaben von G. Bitter[2]) für Bryonia dioica haben, soweit in Bonn nachgeprüft, keine Bestätigung gefunden, worüber von anderer Seite berichtet werden soll. So auch gibt Hans Winkler an[3]), daß er „bei einigen allerdings nicht sehr ausgedehnten" Kastrationsversuchen mit Bryonia dioica, die er im Jahre 1905 und 1907 anstellte, auch gegen Ende der Vegetationszeit, also bei Berücksichtigung der von G. Bitter angegebenen Momente, nur Ansätze zur Parthenokarpie erhielt. Die echt parthenogenetische[4]) Chara crinita erzeugt aus ihrem unbefruchteten haploiden Ei auch nur haploide Weibchen. Für das Tierreich darf aber wohl als feststehend betrachtet werden[5]), daß aus unbefruchteten Eiern von Bienen, Wespen und Ameisen, Männchen und nicht Weibchen hervorgehen[6])

1) a. a. O. p. 53.

2) Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica, Abh. d. Nat. Ver. zu Bremen, Bd. XVIII, 1904, S. 99. In dieser Arbeit wird auch für Mercurialis annua Parthenogenesis als festgestellt angegeben.

3) Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche, Progr. rei bot., Bd. II, 1908, S. 349.

4) Einiges über Characeen und Amitose, Wiesner-Festschrift, 1908, S. 30.

5) Ungeachtet der Polemik, die darüber fortbesteht. Vergl. E. Bresslau, Die Dickelschen Bienenexperimente, Zool. Anz., Bd. XXXII, 1908, No. 24, 4.

6) Fr. Meves, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. LXX, 1907, S. 414, und Die Spermatocytenteilung bei der Hornisse, daselbst, Bd. LXXI, 1907, S. 571.

und es wird angegeben, daß bei Blattläusen und Daphniden, auf parthenogenetischem Wege, nach einer Anzahl weiblicher Generationen, unter bestimmten Bedingungen, nicht nur Weibchen, sondern auch Männchen entstehen [1]). Ich beschränke mich darauf, diese Fälle hervorzuheben, aus denen sich ergibt, daß in besonderen Fällen die sonst gültigen Regeln der Fortpflanzung der Geschlechter durchbrochen werden können. Das hängt damit zusammen, daß die Trennung der Geschlechtstendenzen sich nicht so vollzieht, wie die Trennung von Merkmalpaaren. Wenn beispielsweise in dem Hybrid aus der grün- und gelbkeimigen Erbsenrasse die Gonotokonten ihre Reduktionsteilung vollführen, erhält der eine Tochterkern die Anlage für den grünen, der andere die für den gelben Keim. Da ist denn je eine Hälfte der Sexualprodukte eben nur mit einer dieser beiden Anlagen versehen, und wenn ein Spermakern mit dem Merkmal Grün sich mit einem gleichnamigen Ei verbindet, so fehlt das Merkmal Gelb gänzlich in dem erzeugten Keim.

Nicht so verhält es sich mit den Geschlechts*tendenzen* und die Fragen, die sie betreffen, müssen scharf von denen der Geschlechts*merkmale* getrennt werden. Letztere werden den *Mendel*schen Regeln entsprechend ebenso spalten wie andere Merkmalpaare. Doch bildet nicht Männlich und Weiblich ein Paar, sondern Merkmale, die demselben Geschlecht zukommen. Das, was die Aktivierung der Merkmale der Geschlechter bedingt, ist von diesen Merkmalen verschieden, entscheidet aber über die Ausbildung des einen oder des anderen Geschlechts. In einem hermaphroditen Individuum äußern sich diese Wirkungen nacheinander und sowohl in der haploiden wie in der diploiden Gene-

1) *August Weismann*, Vorträge über Deszendenztheorie, Bd. II, 1902, S. 274, 279.

ration haben die männlichen Geschlechtsprodukte, genau ebenso wie an einem getrenntgeschlechtlichen Wesen, alle die männliche, die weiblichen alle die weibliche Tendenz. In einem getrenntgeschlechtlichen Wesen verfügen alle Kerne über die Merkmale beider Geschlechter, aber eine geschlechtliche Tendenz dominiert und zwar so stark, daß nur die Merkmale des einen Geschlechts in Tätigkeit treten können. Daß die des entgegengesetzten im Individuum nicht fehlen, das zeigt der Umstand an, daß sie unter gegebenen Verhältnissen sich aktiv äußern, so zwar, daß beispielsweise eine diöcische Pflanze plötzlich Sprosse des entgegengesetzten Geschlechts hervorbringt. An den weiblichen Melandryen vermag ein Pilz (Ustilago violacea) die Bildung der männlichen Geschlechtsorgane zu veranlassen [1]).

Daß die geschlechtlichen Tendenzen nicht wie die der Species zukommenden erbliche Merkmale spalten, das lehrt der Umstand, daß bei der Teilung der weiblichen Gonotokonten diöcischer Phanerogamen, wie sowohl C. Correns, als auch Fr. Noll aus ihren Versuchen schließen mußten, die Teilungsprodukte übereinstimmend weiblich sind. Und auch bei den Trennungen, durch die eine stärkere und schwächere sexuelle Tendenz in den männlichen Gonotokonten der Diöcisten bedingt wird, vollziehen sich andere Vorgänge als bei Merkmalspaltungen.

Ich bin nach alledem der Ansicht, daß alle Versuche, die Geschlechtsbestimmung getrenntgeschlechtlicher Organismen auf Mendelsche Spaltungsregeln zurückzuführen, erfolglos bleiben werden.

Die Fähigkeit eines Pilzes, der Ustilago violacea, an einer diöcischen Pflanze durch direkte Beeinflussung ihrer

1) Vergl. meinen Aufsatz: Versuche mit diöcischen Pflanzen, Biol. Zentralbl., Bd. XX, 1900, S. 657.

embryonalen Gewebe das entgegengesetzte Geschlecht zu aktivieren, kann als Zeichen dafür gelten, daß es um stoffliche Wirkungen bei diesen Vorgängen sich handelt [1]). Einen ähnlichen Einfluß vermag der Pilz vielleicht vermöge eines ihm zur Verfügung stehenden Fermentes auszuüben [2]).

Wie auch andere in den Kernen schlummernde Anlagen durch stoffliche Einwirkungen in formative Tätigkeit versetzt werden können, ja wie ihnen sogar durch spezifisch wirkende Stoffe, die nicht in dem normalen Entwicklungsgang der Species auftreten, Tätigkeiten von besonderer Art

---

1) In R. Hertwigs Untersuchungen über das Sexualproblem, III. Teil (Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellsch., 1907, S. 71) fällt mir folgende Stelle auf: „Wie wollen wir uns diese Anlage" (die des Geschlechts nämlich) „vorstellen? In der Literatur, soweit ich dieselbe kenne, ist diese Frage nicht einmal aufgeworfen worden, geschweige denn, daß man versucht hätte, sie zu beantworten. Doch glaube ich, daß die herrschende Vorstellung dahin zielt, geschlechtsbestimmende männliche und weibliche Substanzen im Ei anzunehmen. Je nach dem Ueberwiegen der einen oder der anderen Substanz würden männliche oder weibliche Individuen aus dem Ei hervorgehen. Würden beide Geschlechtszellen, Ei und Samen, die geschlechtsbildenden Substanzen erhalten, so würde das Geschlecht durch Addition beider bestimmt werden." Weiter folgt: „Ich stelle mir die das Geschlecht bestimmenden Faktoren nicht so einfach vor, sondern als die Konsequenzen sehr komplizierter regulatorischer Vorgänge des Zellebens, bei denen die Affinität und das Massenverhältnis der Kernsubstanz zur Zellsubstanz eine wichtige Rolle spielen."

2) K. Goebel (Die Bedeutung der Mißbildungen für die Botanik früher und heutzutage, Verhandl. d. Schweizer. naturf. Gesellsch., Jahrg. 89, Vers. St. Gallen 1907, S. 108) spricht von einer Aktivierung der Anlagen durch den vom Pilz ausgeübten Reiz, der wohl starke Nahrungszufuhr veranlasse, Th. Bail (Durch Reize bewirkte Bildung von Zwitterblüten bei sonst diöcischen Gewächsen, 30. Bericht des Westpreuß. Bot.-Zool. Vereins, 1908, p. 253) will die hier in Betracht kommende Erscheinung überhaupt auf starke Ernährung zurückführen und gibt als Beweis dafür an, daß auf einem Kleefelde bei Danzig die sonst nur zweihäusig vorkommende, aus Südosteuropa stammende Silene dichotoma Ehrh. am Grunde fast aller bei der Kleeernte mitbehauenen Exemplare 2 Monate später Zweige besaß, die gleichzeitig normale Staubgefäßblüten, Zwitterblüten und reife Kapseln trugen.

und Folge aufgezwungen werden können, zu denen sie zwar die Anlagen besitzen müssen, die sie aber normalerweise in solcher Verbindung nicht äußern, das zeigen besonders schön die spezifischen Gallenbildungen unter dem Einfluß fremder Organismen [1]).

Man kann sich denken, daß der für Auslösung des männlichen Geschlechts erforderliche Stoff ein anderer ist, als der, welcher den weiblichen aktiviert, daß beide Stoffe im hermaphroditen Wesen vertreten sind und getrennt zur Wirkung kommen, daß einer von ihnen im diöcischen Wesen vorwiegt, ja, im extremen Falle allein vertreten ist.

Diese über das Geschlecht bestimmenden Stoffe müssen im Kern ihren Sitz haben. Das folgere ich aus der Tatsache, die mir so klar bei meinen Untersuchungen der Befruchtungsvorgänge bei den Angiospermen [2]) entgegentrat, und welche lehrte, daß die Spermakerne dort nackend, ohne Cytoplasmahülle den Eiern zugeführt werden. Da diese Kerne während der Mitosen ohne Kernwandung sind, und dann auch der Kernkörperchen entbehren, so kann der für das Geschlecht in Betracht kommende Stoff zu gleicher Zeit nur in den Chromosomen vertreten sein. Damit stößt aber sein mikroskopischer Nachweis auf ganz bedeutende Schwierigkeiten.

Immerhin wollte ich doch versuchen, ob nicht in solchen Fällen, wo sexuell verschiedene Stoffe getrennt werden müssen, oder der eine Stoff in verschiedener Menge den Teilungsprodukten eines Gonotokonten zuzufallen hat, sich

---

1) Vergl. hierzu auch K. Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Teil, 1898, S. 174. Eine umfangreiche Literatur ließe sich zu diesem Gegenstand zusammenstellen.

2) Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 526 ff.

Färbungsunterschiede an diesen Produkten würden nachweisen lassen. Solche wahrzunehmen ist mir aber bisher nicht geglückt. Meine Untersuchungen erstreckten sich auf Sporenmutterzellen von Sphaerocarpus und von Marchantia, auf Pollenmutterzellen von Melandryum rubrum, Bryonia dioica, Cannabis sativa, Mercurialis annua, Spinacia oleracea, einer Dioscorea-Art, und Ginkgo biloba, zunächst mit negativem Resultat. Auf die Einzelheiten dieser Untersuchungen, die noch nicht abgeschlossen sind, werde ich in einer späteren Veröffentlichung zurückkommen. Zurzeit ist es mir somit noch nicht gelungen, weder bei der Kernteilung der Gonotokonten, noch in deren fertiggestellten Kernen konstante Unterschiede solcher Art wahrzunehmen, daß ich sie objektiv für den Ausdruck geschlechtlicher Stoffsonderungen hätte verwerten können. Die Vierteilung des Zellleibes, wie sie bei so vielen pflanzlichen Gonotokonten nach vollendeten Kernteilungen simultan vollzogen wird, lehrt aber immer wieder von neuem, daß an die Teilung des Cytoplasmas Vorstellungen über Zweiteilungen bestimmter erblicher Eigenschaften in den Gonotokonten nicht angeknüpft werden dürfen.

In den Gonotokonten der Hemipteren sind hingegen von amerikanischen Zoologen, im besonderen von Edmund B. Wilson[1]), chromosomenartige Gebilde nachgewiesen worden, die als „sex-determinants" in Beziehung zu dem Geschlecht der Nachkommen gebracht werden. Man könnte

1) Studies of Chromosomes. III. The sexual differences of the Chromosome-Groups in Hemiptera, with some Considerations of the Determination and Inheritance of Sex. Journal of Exper. Zool., Vol. III, 1906, p. 1. Die ganze Literatur wäre bei Valentin Häcker, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, in: Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. I, 1907, S. 47 und Literaturverzeichnis S. 122 zu finden.

sich denken, daß diese Gebilde, die meist als Heterochromosomen bezeichnet werden und in ihrem Verhalten von echten Chromosomen mannigfach abweichen, die individualisierte Substanz darstellen, welche die Entwicklung der sexuellen Anlagen auslöst. Doch dagegen spricht der Umstand, daß gerade diejenige Hälfte der Spermatozoen, denen bei bestimmten Hemipteren das Heterosom abgeht, nach ihrer Vereinigung mit dem Ei über das männliche Geschlecht der Nachkommen zu entscheiden hätte. Man müßte denn annehmen, daß in eben diesen Spermatozoen die das männliche Geschlecht auslösende Substanz im aktiven Zustande die Chromosomen durchtränkt, in den anderen, bei ihrer Vereinigung mit den Eiern Weibchen liefernden Spermatozoen im untätigen Zustande zu einem Heterochromosom verdichtet ist, das in den weiblichen Nachkommen als solches fortbesteht. Hinzugefügt muß werden, daß auch den weiblichen Gonotokonten dieser Hemipteren die Heterochromosomen zukommen, und daß sie gleichmäßig auf alle Eier verteilt werden. Kommt den Eiern weibliche Tendenz wirklich zu, so würde sie sich somit trotz der Festlegung der gegebenen Substanz in Heterochromosomen äußern können. Weiter ist zu bemerken, daß bei anderen, nicht minder getrenntgeschlechtlichen Hemipteren nicht nur jedem ihrer Eier, sondern auch jedem Spermatozoon ein übereinstimmendes Heterochromosom zugewiesen wird. Beispiele der letzteren Art sind mit erstgenanntem extremen Fall durch Zwischenstufen verbunden. Jedenfalls handelt es sich bei den Hemipteren um besondere Einrichtungen, die selbst Hilfshypothesen brauchen, um gedeutet zu werden, und somit kaum dazu dienen können, über allgemeine Ursachen der Geschlechtsbildung uns aufzuklären. Bei Erörterung dieser eigenartigen Verhältnisse bei den Hemipteren

kommt C. Correns[1]) zu dem Ergebnis, daß die Heterochromosomen der Hemipteren nicht die materiellen Träger der geschlechtsbestimmenden Ursachen sein dürften. Andererseits können diese Heterochromosomen auch nicht, wie ich das an anderer Stelle schon entwickelt habe[2]), als echte Chromosomen gelten. Denn nicht nur zeigen sie ein eigenartiges Verhalten, sondern auch ihre Beseitigung aus den Geschlechtszellen ist möglich, was für Träger von Erbeinheiten nicht zulässig wäre. Sollte es sich aber sicherstellen lassen, daß sie zu einem die sexuelle Auslösung bewirkenden Stoffe wirklich in Beziehung stehen, so wäre ich geneigt, dort, wo ihnen hochgradige individuelle Ausgestaltung, Teilungsfähigkeit durch Längsspaltung und dergleichen mehr zukommt, sie für individualistische Lininkörper zu halten, die aber nicht Pangene führen, sondern der Aufnahme des über das Geschlecht bestimmenden Stoffes dienen.

Eine eben erschienene Arbeit von George Arnold[3]) gibt an, daß in der Spermatogenese des Wasserkäfers Hydrophilus piceus sich in der frühen Prophase des Reduktionskerns der Nucleolus von der übrigen Kernsubstanz trennt. Er wird dann einem der beiden Tochterkerne zugeteilt, und es ist weiterhin zu konstatieren, daß der eine Tochterkern zwei, der andere nur ein Kernkörperchen führt. In beiden Tochterkernen schwinden die Kernkörperchen, während die homöotypische Teilungsfigur ausgebildet wird. Man könnte sich somit, wie ich meine, vorstellen, daß die Substanz des überzähligen Nucleolus in die Chromosomen aufgenommen

1) a. a. O. p. 58.

2) Ueber Individualität der Chromosomen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 503.

3) The Nucleolus and Microchromosomes in the Spermatogenesis of Hydrophilus piceus. Archiv f. Zellforschung, Bd. II, 1908.

wird. Außer jenem Nucleolus, der nur der einen Hälfte der Geschlechtsprodukte zugeteilt wird und sicher kein Chromosom ist, da er beim zweiten Teilungsschritt schwindet, verfügen die Spermatogonien von Hydrophilus piceus über ein „Microchromosome", das kleiner als die anderen Chromosomen ist, sich später als sie teilt, im übrigen aber gleichmäßig allen Teilungsprodukten zufällt[1]).

Eine Angabe von Ira D. Cardiff[2]), daß bei Salomonia biflora (Walt) Britton, einer Polygalee, in der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen oft ein unpaares „heterotropic chromosome" zu sehen ist, das ungeteilt und früher zu einem Pol der Spindel wandert, möchte Ira D. Cardiff selbst nicht in Beziehung zur Geschlechtsbestimmung bringen, da es sich bei Salomonia um eine hermaphrodite Pflanze handelt. Immerhin meint sie, könnte dieses Heterochromosom den betreffenden Pollenkörnern das Uebergewicht verschaffen. Aus den Bildern der Verfasserin[3]) kann ich hingegen nur schließen, daß es sich in diesen vermeintlichen Heterochromosomen um Chromosomen bezw. um Gemini handelt, die durch das Reagens oder andere Ursachen aus ihrer Lage gebracht wurden. Auch in sonstigen von mir jetzt und früher untersuchten pflanzlichen Gonotokonten konnte ich ähnliche Erscheinungen nicht selten sehen, doch lehrte stets der Vergleich, daß ihnen eine be-

---

1) Auch in den Spermatogonien der Taußendfüße ist neuerdings von R. Oettinger (Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden, Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908, S. 164) ein „univalentes accessorisches Chromosom" beschrieben worden, das als Ganzes dem einen Tochterkern zugewiesen wird, um bei dessen Teilung zu je einer Hälfte in die Enkelzellen zu gelangen.

2) A Study of Synapsis and Reduction. Contributions from the Department of Botany of Columbia University, No. 228, 1906, Bulletin of the Torrey Bot. Club, Vol. XXXIII, pag. 288.

3) a. a. O. Pl. 14, Fig. 50, 51.

stimmte, mit den normalen Entwicklungsvorgängen des Objekts verbundene Bedeutung nicht zugesprochen werden könne. Daß die Pollenmutterzellen von Salomonia bei ihrer Reduktionsteilung plötzlich ein so prinzipiell abweichendes Verhalten, von allen den anderen, so überaus zahlreichen, bis jetzt untersuchten Pollenmutterzellen zeigen sollten, ist nicht anzunehmen. Zudem handelt es sich, den Bildern von Ira D. Cardiff nach, in dem fraglichen Gebilde von Salomonia um echte Chromosomen, und nicht wie bei den Heterochromosomen der Hemipteren um Dinge, die von ihnen abweichen. Der auf die Reduktionsteilung folgende Teilungsschritt wurde überhaupt nicht studiert.

Von Interesse wäre es noch, an dieser Stelle hervorzuheben, daß M. Nußbaum[1]) vor einiger Zeit die sekundären Brunstorgane von kastrierten Froschmännchen zum Wachsen dadurch anregte, daß er diesen Männchen unter die Rückenhaut Hodenstücke von normalen Männchen einbrachte. Eduard Pflüger[2]) erblickt hierin eine Tatsache, „welche bezeugt, daß Hode und Eierstock an den Organismus Säfte abgeben, denen eine Art schöpferischer Kraft innewohnt, weil sie die Vermehrung und das Wachstum der Zellen sowie die Bildungsgesetze der Organe nachhaltig zu beeinflussen vermögen“.

Weiter sind mir noch bekannt in diese Richtung einschlagende Versuche, die C. E. Walker mit Hennen an-

1) Einfluss des Hodensekrets auf die Entwicklung der Brunstorgane des Laubfrosches, Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. in Bonn, 1905, zweite Hälfte, B, S. 44, und Ueber Regeneration der Geschlechtsorgane, ebd., 1906, zweite Hälfte, B, S. 23.

2) Ob die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere vom Nervensystem abhängt? Arch. f. d. ges. Physiolog., Bd. CXVI, 1907, S. 375.

gestellt hat[1]). Er spritzte täglich subkutan erwachsenen Hennen eine bestimmte Menge zerriebener Hodensubstanz von Hähnen ein, und das hatte zur Folge, daß deren Kamm zum Wachstum angeregt wurde und sich glänzender färbte. Zugleich begannen solche Hennen die Hähne anzugreifen, wenn diese sich ihnen näherten. Die Hodensubstanz der Hähne löst also sekundäre männliche sexuelle Charaktere in den Hennen aus, deren Zellen somit die hierzu erforderlichen Anlagen besitzen müssen[2]).

Diese nachträgliche Beeinflussung sexueller Anlagen durch bestimmte Stoffe steht in gutem Einklang mit der ganzen im Laufe der Arbeit vertretenen Auffassung, daß gewisse den Kernen zugeteilte Stoffe es auch sind, die bei Hermaphroditen nacheinander in demselben Individuum, bei Diöcisten getrennt auf zwei Individuen, die primäre Ausbildung der Sexualcharaktere bedingen.

Zu den Versuchen, die dahin zielen sollten, das Geschlecht eines Organismus durch Einwirkung bestimmter Stoffe an entsprechenden Bildungsstätten, etwa auf embryonale Gewebe, so wie es bei Melandryum durch Ustilago violacea geschieht, zu beeinflussen, ist zu bemerken, daß sie bei Diöcisten wohl nicht das entgegengesetzte Geschlecht, sondern Hermaphroditen liefern würden. Es müßte denn die betreffende stoffliche Einwirkung zugleich die Tätigkeit des sexuell entgegengesetzten Stoffes lähmen. Spontan stellt sich etwas derartiges bei diöcischen Pflanzen

1) The Influence of the Testis upon the secondary sexual Characters of Fowls, Proceedings of the Royal Society of Medicine, April 1908.

2) Zu vergleichen wäre zu diesem Gegenstand noch die Zusammenstellung bei E. Korschelt, Ueber die Beeinflussung der Komponenten bei Transplantation, III. Beeinflussung der Geschlechtscharaktere, Med. Naturw. Arch., Bd. I, 1908, S. 472.

dann ein, wenn sie Sprosse des entgegengesetzten Geschlechts treiben.

Zu den auffälligen Uebereinstimmungen, die sich in der sexuellen Fortentwicklung der Metaphyten und Metazoen einstellten, gehört auch die Einschränkung der Weiterentwicklung der Teilungsprodukte der weiblichen Gonotokonten auf die Einzahl: das ist auf eine Makrospore bei den Metaphyten, auf ein Ei bei den Metazoen. Diese phylogenetische Tendenz kommt bei den Gefäßkryptogamen besonders auffällig dadurch zum Ausdruck, daß sie sich in verschiedenen Entwicklungsreihen unabhängig vollzieht. Damit mußte es bei getrenntgeschlechtlichen Metaphyten und, wie man auch schon annehmen möchte, auch Metazoen Vorteil bringen, die Geschlechtsbestimmung in die männlichen Geschlechtsprodukte zu verlegen. Denn bei der Verwertung aller Teilungsprodukte der Pollenmutterzellen und der Spermatogonien für die Befruchtung, vorausgesetzt, daß deren Geschlechtstendenz bei der Gonotokontenteilung halbiert wird, ließ sich die für die Erhaltung der Species erwünschte Gleichheit in der Zahl männlicher und weiblicher Nachkommen erwirken. Nicht so beim Ei, das durch die Teilung der Gonotokonten nur in Einzahl geliefert wird. Da mußte es sicherlich einen Gewinn bringen, alle Eier gleich zu stimmen, d. h. mit der weiblichen Tendenz auszustatten, und zwar so, daß diese Tendenz der mit einer stärkeren männlichen Tendenz ausgerüsteten Hälfte der Pollenkörner, bezw. Spermatozoen sich füge, über die mit einer schwächeren Tendenz versehene Hälfte dominiere. Ich habe schon bei früherer Gelegenheit[1]) diesen Gedanken entwickelt und hervorgehoben, daß, wenn der Schwerpunkt

1) Chromosomenzahlen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 559.

der Geschlechtsbestimmung bei diöcischen Metaphyten und Metazoen in die Eier verlegt wäre — ich sehe dabei von besonderen Fällen bei den Tieren ab[1]) — das eine Störung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter die erst bei sehr hohen Zahlen sich ausgleichen könnte, zur Folge hätte. Dieses ökologische Moment scheint mir die Wahrscheinlichkeit dafür zu steigern, daß auch die diöcischen Metazoen sich im allgemeinen in der sexuellen Bestimmung wie diöcische Metaphyten verhalten werden und daß sich somit auch dieses letzte Glied an die Kette der sexuellen Parallelentwicklung in beiden organischen Reichen anschließen läßt.

Auch C. Correns[2]) und Fr. Noll[3]) traten bereits für die Wahrscheinlichkeit ein, daß die Resultate, zu denen sie bei diöcischen Phanerogamen gelangten, auch auf das Tierreich würden ausgedehnt werden können.

Aus jener Halbierung der sexuellen Tendenzen in den Pollenmutterzellen, die anzunehmen sowohl die Corrensschen, als auch die Nollschen Versuche für diöcische Phanerogamen fordern, ergeben sich im Prinzip ebenso viel männliche als weibliche Nachkommen. Dasselbe Resultat würden die Vorgänge in den Spermatogonien der Hemipteren ergeben, sofern sie zur Geschlechtssonderung in Be-

---

1) Zu diesen werden für gewöhnlich auch jene gezählt, wo die Eier Größendifferenzen aufweisen und aus den größeren Eiern Weibchen, aus den kleineren Männchen hervorgehen. Eine Zusammenstellung solcher Fälle ist in der Arbeit von Enzio Reuter zu finden (Ueber die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis gramineum, zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung, Festschrift für Palmén, 1907, S. 20). „Die Möglichkeit, daß die Sache sich so verhält, ist gewiß zuzugeben“, meint auch Correns auf S. 55 seiner Schrift: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, 1907.

2) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, 1907, S. 53 ff.

3) Versuche über die Bestimmung des Geschlechts bei diöcischen Pflanzen, a. a. O. S. 88 ff.

ziehung stehen. Nun hat aber Thos. H. Montgomery jr.[1]) einen extremen Fall entdeckt, in welchem, trotzdem daß Parthenogenesis nicht in die Fortpflanzung eingreift, das Zahlenverhältnis von Männchen und Weibchen ein wesentlich anderes ist. So sollen bei der Weberspinne Latrodectus mactans über 8 Männchen auf ein Weibchen kommen. Ein solches Zahlenverhältnis ließe sich schwer aus irgendwelchen Spaltungsregeln von Erbeinheiten ableiten[2]), während an eine ungleiche Verteilung des die Auslösung der sexuellen Merkmale bewirkenden Stoffes bei der Teilung der männlichen Gonotokonten sich manche Verschiedenheiten anknüpfen ließen. Im einzelnen das auszuführen, hätte zunächst keinen Zweck, da es sich doch nur um eine hypothetische Annahme handelt, die eine tatsächliche Basis im Beobachtungsgebiet erst suchen muß. Doch sei auch schon hervorgehoben, daß die durch Versuche gezeitigte Vorstellung ungleich starker männlicher Tendenzen in den Teilungprodukten einer Pollenmutterzelle bereits viele Anknüpfungspunkte für solche Vorstellungen schafft.

---

1) The sex ratio and cocooning habits of an Aranead and the genesis of sex ratios, Journal of experimental Zoology, Vol. V, 1908, p. 429. 448.

2) Thos. H. Montgomery äußert sich selber so darüber: „Now when there is a male ratio of 8.19 as in Latrodectus, such a proportion of the sexes can be explained neither upon Newcomb's theory of chance (Carnegie Inst. Publ. 11, 1904) nor yet upon Castle's idea of the Mendelien inheritance of sex (Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 1903). Some other explanation is called for, and, as I shall proceed to argue, it is probably to be sought in the factor of selection coupled with segregation.“

Cannabis und Mercurialis im Verdachte von „Parthenogenesis“.

Im Frühjahr von 1900 hatten mich meine anderweitigen Versuche mit diöcischen Angiospermen auch veranlaßt, Aussaaten von Cannabis sativa, über die ich seinerzeit berichtet habe[1]), vorzunehmen. Bei dieser Gelegenheit isolierte ich einige weibliche in einem Blumentopf erzogene Individuen in einem abgeschlossenen Gewächshause. Sie setzten keine Frucht an, was mir damals fast selbstverständlich erschien, da Keimbildung aus apogamen Eiern noch nicht bekannt war, Cannabis andererseits auch nicht im Verdacht adventiver Keimbildung stand.

Der Ende Juni dieses Jahres (1908) erschienene Aufsatz von W. Krüger[2]) über Samenbildung ohne Befruchtung bei einigen diöcischen Pflanzen, unter ihnen auch Cannabis, erinnerte mich an meinen einstigen Versuch und regte mich an, ihn zu wiederholen. Außer Cannabis sollte auch Mercurialis annua, die Hauptpflanze W. Krügers, auf die Probe gestellt werden. Die Aussaat erfolgte in guter Gartenerde, innerhalb großer, etwa 30 cm hoher und 25—30 cm weiter Blumentöpfe. Diese kamen in ein völlig neues Gewächshaus zu stehen, dessen Fenster tadellos schlossen. Das geschah in den ersten Tagen des August. Männliche Pflänzchen, sobald kenntlich, wurden entfernt, von den weiblichen ließen wir nur durchschnittlich fünf, an-

1) Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung, Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 725 ff.

2) Ueber ungeschlechtliche Fortpflanzung und das Entstehen weiblicher Individuen durch Samen ohne Befruchtung bei Mercurialis annua und anderen diöcischen Pflanzen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1908, S. 333.

nähernd gleichmäßig verteilt, in jedem Topf zurück. Diese Pflanzen entwickelten sich kräftig und normal und behielten bis zuletzt dies Aussehen. Der ausnahmsweise helle Herbst dieses Jahres begünstigte den Versuch. Die Mercurialispfläuzchen begannen schon in der dritten Woche nach der Aussaat ihre ersten Blüten zu erzeugen. Bei Cannabis war das erst nach Ablauf von nicht ganz zwei Monaten der Fall. Die Durchschnittshöhe, welche die Mercurialispflänzchen erreichten, betrug etwa 50 cm, der Cannabispflänzchen etwa 60 cm. Photographische Aufnahmen meiner Pflanzen hätten ganz ähnliche Bilder, wie die von W. Krüger veröffentlichten, geliefert. Doch standen meine Pflanzen weniger dicht. Beide Arten blühten reichlich. Mitte November war für Cannabis die Blütezeit vorüber und bis Ende des Monats zeigten sich alle Narben abgestorben und gebräunt. Auch die Laubblätter der Pflanzen begannen sich langsam zu verfärben. Nicht so Mercurialis, die noch jetzt, Mitte Dezember, in frischem Grün prangt, und noch immer die Blütenbildung nicht ganz sistiert hat.

Trotz dieser sonst so günstigen und normal erscheinenden Entwicklung waren alle meine Pflanzen steril geblieben. Bei Mercurialis und mehr noch bei Cannabis schwoll hin und wieder ein Fruchtknoten an und erweckte die Hoffnung auf Samenbildung. Bald aber hörte die Weiterentwicklung auf, und die Anlage schrumpfte.

Nach etwaigen männlichen Blüten wurde, namentlich in der ersten Blütezeit dieser weiblichen Stöcke, eifrig gesucht, doch nie eine solche Blüte angetroffen.

Das Ergebnis der genannten Beobachtungszeit lautet also dahin, daß die von mir isolierten weiblichen Pflanzen von Cannabis sativa und Mercurialis annua es nicht vermochten, ohne Bestäubung Samen zu bilden.

Der Ausfall meiner Versuche deckt sich also durchaus mit dem Ergebnis, zu dem als erster einst Rudolph Jacob Camerarius für Mercurialis annua gelangte. Diesem Ergebnis, das er Ende 1691 veröffentlichte [1]), wird mit Recht eine große Bedeutung in der Geschichte der Botanik beigemessen [2]). Es war der erste Versuch, die Frage, ob auch den Pflanzen ein Geschlecht zukomme, auf experimentellem Wege zu lösen. Während die Isolierung von weiblicher Mercurialis, und späterhin auch von weiblichem Spinat, die Samenbildung in den Camerariusschen Versuchen verhinderte, war das, auffälligerweise, bei weiblicher Cannabis anders. Diese zeitigte in zwei aufeinander folgenden Jahren, von männlichen Pflanzen getrennt, eine nicht geringe Anzahl Samen [3]).

Dieser Gegensatz in dem Ausfall der Camerariusschen Versuche deutete so gewissermaßen die Widersprüche an, die sich in weit späterer Zeit aus ähnlichen Isolierungen diöcischer Pflanzen ergeben sollten. Während die einen Forscher auf das entschiedenste behaupteten, daß gewisse diöcische Angiospermen, von männlichen Individuen ihrer Art getrennt, keimfähige Samen liefern, stellten es andere ebenso bestimmt in Abrede. Es hätte hier keinen Zweck, die ganze Literatur nochmals vorzuführen. Der gewohnte Einwand gegen die Versuche, die mit Samenbildung abschlossen, ging einerseits dahin, daß die Isolierung der

---

1) Ova Mercurialis subventanea. Ephemerid. German. Decuriae Secundae. Annus decimus (p. 90). Abgedruckt in Dr. Rud. Jac. Camerarii etc. Opuscula botanici argumenti, collegit, edidit Joann. Christian Mickan, Pragae 1797, p. 24.

2) Julius Sachs, Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860, S. 416ff.

3) Rudolphi Jacobi Camerarii de sexu plantarum epistola. (An Valentin, Professor in Gießen.) Mickan, l. c. S. 110.

weiblichen Pflanzen eine unvollkommene war, andererseits, daß diese Pflanzen vereinzelte männliche Blüten erzeugt und sich selbst bestäubt hätten. Daß den Versicherungen des Gegenteils keine allgemeine überzeugende Kraft innewohnt, geht deutlich aus dem Fortbestehen der alten Kontroversen hervor.

In diese greift nun die mikroskopische Arbeit ein und ist auch, wie ihre bisherigen Erfolge lehren, befähigt, die Entscheidungen herbeizuführen.

So ging auch meine Absicht dahin, bei den in Kultur genommenen weiblichen Individuen von Cannabis und Mercurialis die histologischen Vorgänge zu studieren, die zu der von W. Krüger behaupteten geschlechtslosen Samenbildung führen. Entsprechendes Material wurde für die Untersuchung fixiert, diese unterblieb aber, da meine Pflanzen nicht ansetzten, es äber für mich zunächst keinen Zweck hatte, ihr nichtapogamisches Verhalten jetzt zu studieren.

Diejenigen aber, welche im Besitz von weiblichen Cannabis- und Mercurialispflanzen, die ohne Bestäubung Samen bilden, zu sein meinen, wollen für die Aufklärung dieses Verhaltens auf mikroskopischem Wege sorgen.

W. Krüger gibt an [1]), auch von weiblichem Melandryum rubrum, das er isolierte, wohlausgebildete Samen geerntet zu haben. Seine Pflanzen wurden sowohl „im Freilande wie auch in Gefäßen gezogen, nachdem alle männlichen Pflanzen im Garten entfernt waren".

Ich selbst hatte im letzten Frühjahr (1908) etwa 20 weibliche Stöcke von Melandryum rubrum im kleinen Gewächshaus unseres botanischen Instituts in Kultur. Ich

---

1) a. a O. S. 342.

nahm zahlreiche Bestäubungen an ihnen vor, mit Pollen von Blüten, die einzeln aus der Ferne herbeigeholt wurden. Da mich frühere Erfahrungen gelehrt hatten, daß es sehr schwer ist, die bestäubenden Insekten von dieser Pflanze fernzuhalten, so sorgte ich für entsprechenden sicheren Verschluß des Gewächshauses. Die von mir bestäubten Blüten setzten alle, soweit dies nach der Art der Bestäubung zu erwarten war, an. Hingegen bildete auch nicht eine der unbestäubt gebliebenen Blüten Samen. Einzelne solche Blüten schwollen an, ja selbst ihre Samenanlagen nahmen etwas an Größe zu, blieben aber taub, und schließlich wurden alle solche Blüten abgestoßen. Auch an meinen Melandryen hatte ich somit keine Gelegenheit, Apogamie zu studieren. — Während eines längeren Aufenthaltes in Lauterbrunnen im August dieses Jahres wandte ich den Stöcken von Melandryum rubrum, denen ich dort begegnete, meine Aufmerksamkeit zu. Da fielen mir, vom Wege aus, der durch Wald von Lauterbrunnen nach Isenfluh führt, in etwa 900 m Höhe, am Abhang einige Stöcke auf, die sich bei näherer Betrachtung alle als weiblich erwiesen, dessen ungeachtet eine Anzahl von Früchten und Fruchtanlagen trugen. Vergeblich suchte ich nach männlichen Pflanzen an dem ganzen Abhang und entschloß mich daher, Knospen, Blüten und Fruchtanlagen der so vereinsamten weiblichen Pflanzen zu fixieren. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß kein Ei ohne Befruchtung sich zum Keim entwickelt hatte, und daß in unbestäubt gebliebenen Blüten die Eier der schönen großen Eiapparate schrumpfen, nachdem sie vergeblich die Spermakerne erwartet haben.

Es ist somit nicht anzunehmen, daß die Zählungen männlicher und weiblicher Individuen von Melandryum, die ich seinerzeit in Bonn bei meinen Versuchen über Ge-

schlechtsverteilung vornahm [1]), durch das Eingreifen apogam erzeugter Individuen beeinflußt worden seien.

Doch auch bei Cannabis und Mercurialis ist bei der Annahme von Apogamie Zurückhaltung zu üben, solange diese nicht durch histologische Untersuchung sichergestellt wurde. Denn Cannabis und Mercurialis bilden Unmengen von gutem Pollen, während doch solcher bei apogamen Gewächsen mangelhaft zu werden pflegt. An einer mittelgroßen, im Freien erwachsenen männlichen Hanfpflanze schätzte ich im verflossenen Sommer die Zahl der Pollenkörner auf etwa 12 500 000 ab. Entsprechend vorgenommene Zählungen an mittelstarken Mercurialispflanzen führten sogar bis zum Mittelwert von 36 000 000 [2]). Dann ergab weiter das Studium der Kernteilungen in den Pollenmutterzellen, daß sowohl Cannabis wie Mercurialis zu denjenigen Dicotylen gehört, denen eine geringe Zahl von Chromosomen zukommt, während doch apogame Dicotylen meist durch verhältnismäßig hohe Chromosomenzahlen ausgezeichnet sind [3]). Auch fehlten, im Gegensatz zu apogamen Pflanzen, in den Pollenmutterzellen von Cannabis und Mercurialis Entwicklungsstörungen. Cannabis sativa führt in den Kernplatten ihrer Reduktionsspindeln 9 Gemini, Mercurialis annua 7. Hinzugefügt sei zugleich an dieser Stelle, daß Bryonia dioica 12 solcher Gemini zukommen, Melandryum rubrum 8 und der besonders oft auch auf „Parthenogenese“ verdächtigten Spinacia oleracea sogar nur 6.

---

1) Versuche mit diöcischen Pflanzen usw., Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 728.

2) Die Zahl der Pollenkörner, die eine Anthere von Bryonia dioica führt, schätze ich auf über 1000, bei Melandryum rubrum auf etwa 600. Für die Sporen einer Kapsel von Marchantia polymorpha bin ich zu der Zahl 25 000 gelangt.

3) Ich komme hierauf in diesem Aufsatz noch zurück.

Erinnert sei weiter daran, daß N. Zinger[1]) bei Cannabis und Humulus die Pollenschläuche auf ihrem Wege von der Narbe bis zu den Samenanlagen verfolgt hat. Dasselbe ist neuerdings durch Jacob Modilewsky[2]) in beiden Gattungen geschehen, ohne daß er auch auf sonstige Erscheinungen stieß, die auf „Parthenogenesis" hingedeutet hätten.

Um dem Verdacht zu entgehen, daß meine im Gewächshaus erzogenen weiblichen Hanf- und Bingelkrautpflanzen nur durch die gegebenen Kulturbedingungen an der Aeußerung ihrer „parthenogenetischen" Fähigkeiten verhindert worden wären, führte ich einen Kontrollversuch aus. Ich hatte Ende November aus dem Freiland, wo sie infolge anhaltend milder Witterung nicht gelitten hatten, männliche Mercurialis-Pflanzen holen und in einen Blumentopf einsetzen lassen. Zu diesen männlichen Pflanzen, die sehr gut gediehen und in einem Gewächshaus, möglichst weit von jenem, das die weibliche Kultur barg, geeignete Aufstellung fanden, wurde nunmehr Anfang Dezember eine weibliche Pflanze gesetzt. Die männliche Pflanze stäubte stark. Mitte Dezember hatte die weibliche Pflanze schon eine große Zahl von Fruchtansätzen aufzuweisen. Zu gleicher Zeit waren die in dem ursprünglichen Gewächshaus belassenen weiblichen Individuen noch eben so steril wie zuvor.

Um die Bestäubung meines weiblichen Bingelkrauts zu fördern, blies ich wiederholt durch die männliche Pflanze in Richtung der weiblichen. Dabei mußte auch mir die bekannte Erscheinung auffallen, daß die männliche Pflanze, wenn sie

---

1) Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen, Flora, Bd. LXXXV, 1898, S. 235.

2) Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren, Flora, Bd. XLVIII, 1908, S. 459.

eine Anzahl offener Blüten hat, stark duftet. Diesen Duft möchte ich mit jenem der Linde vergleichen. Den weiblichen Individuen war hingegen kein Duft abzugewinnen. Fr. Hildebrand hatte den Duft bei Mercurialis annua, da sie den Windblütlern angehört, für eine nutzlose Eigenschaft erklärt[1]). Dem hielt F. E. Weiß[2]) entgegen, daß die weiblichen Mercurialis-Arten „staminodienähnliche Nektarien" besitzen und die Pflanzen doch wohl den Insektenblütlern beizuzählen seien, somit auch der Duft der männlichen Mercurialis annua nicht als nutzlos gelten dürfe. Auch weist F. E. Weiß auf Insektenbesuch bei dieser Pflanze hin. Darauf erwidert Fr. Hildebrand[3]), daß zwar Mercurialis annua von Insekten besucht werde, doch aber nur die männliche Pflanze, so daß von einer Bestäubungsvermittlung durch Insekten nicht die Rede sein könne. Auch an männlichen Pflanzen von Cannabis sativa hat Fr. Hildebrand Bienen beobachtet, die Pollen sammelten[4]), sich aber auch nur ausschließlich an männliche Pflanzen hielten. Also bleibt Fr. Hildebrand bei seiner Auffassung, daß der Insektenbesuch für die beiden Pflanzen ohne Nutzen sei. Ohne zu dieser Frage Stellung zu nehmen, möchte ich darauf hinweisen, daß immerhin bei diesen beiden Pflanzen, wenn man sie absondern will, nicht allein mit der Möglichkeit der Zuführung von Pollen durch den Wind, sondern auch durch Insekten zu rechnen wäre.

Doch für geschlechtslose Fortpflanzung der von W. Krüger kultivierten Mercurialis- und Cannabis-Stöcke

---

1) Ueber Aehnlichkeiten im Pflanzenreiche, 1902, S. 65.

2) Die Blütenbiologie von Mercurialis, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1906, S. 501.

3) Einige weitere biologische Beobachtungen, Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XXIV, I. Abt., 1908, S. 83.

4) a. a. O. S. 87.

fällt der Umstand schwer ins Gewicht, daß ihr Samen ausschließlich weiblichen Individuen den Ursprung gab[1]). Aus geschlechtlich erzeugten Samen hätte man Männchen und Weibchen in dem für die genannten Species üblichen Zahlenverhältnis erwartet. Also lag für W. Krüger in der Tat der Schluß auf Samenbildung ohne Befruchtung nahe. Daß diploide apogame Eier diöcischer Pflanzen nur wieder weibliche Individuen erzeugen, ist nicht zu verwundern. Dasselbe Zusammenwirken von Einflüssen, die über das Geschlecht der Mutter entschieden hatten, dauert, da die meiotischen Teilungen in den Gonotokonten unterbleiben, in diesen Nachkommen fort. Sie können sich im Hinblick auf das induzierte Geschlecht nicht anders als vegetative Sprossungen verhalten. Entsprechend der weiblichen Tendenz, die C. Correns und Fr. Noll[2]) den normalen haploiden Eiern diöcischer Pflanzen zuschreiben, mußten auch aus ihnen bei echter Parthenogenese, wie im Anschluß an allgemeine Fragen zuvor schon erörtert wurde, nur Weibchen entstehen, ja, ich meine sogar, daß solche auch aus unbefruchteten Eiern hermaphroditer Pflanzen zu erwarten wären. Doch mit echter Parthenogenesis ist bei den höheren Gewächsen so lange nicht zu rechnen, als sie nicht durch Tatsachen als möglich erwiesen worden ist. Also käme für Cannabis und Mercurialis zunächst nur diploide Eiapogamie in Betracht. Das Nächstliegende wäre dann, sich vorzustellen, daß, ähnlich etwa wie bei Thalictrum purpurascens[3]), wie bei bestimmten Hieracien[4]), und wie möglicherweise auch bei

1) a. a. O. S. 337. 341.

2) In den wiederholt schon zitierten Arbeiten.

3) I. B. Overton, Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1904, S. 274.

4) O. Rosenberg, Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium, Botaniske Tidsskrift, 28. Bind, 1907, p. 155.

Rumex Acetosa L. und Rumex hispanicus Koch[1]) auch bei Cannabis und Mercurialis neben normalen auf Befruchtung eingerichteten Eiern auch apogame sich finden. Das war es, was ich, offen gestanden, bei meinen Versuchen mit diesen Pflanzen zunächst erwartete, wobei mir nur der zu zahlreiche und zu gute Pollen zu dieser Vorstellung nicht passen wollte. Da ich nunmehr einerseits mit der vollen Sterilität der von mir isolierten Pflanzen, andererseits mit der Krügerschen Feststellung der ausschließlich weiblichen Nachkommenschaft zu rechnen habe, so erscheint mir vorläufig die Annahme, daß die Krügerschen Pflanzen vereinzelt männliche, bezw. hermaphrodite Blüten trugen, die meiste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Bei Mercurialis annua sind „sehr häufig monöcische Exemplare gefunden worden", und „auch hermaphrodite Blüten kommen gar nicht selten vor"; für Cannabis sativa wird ebenfalls über monöcische Formen als „gar nicht selten" berichtet, und hat man auch hermaphrodite Blüten bei dieser Pflanze gesehen[2]). Nun wissen wir aber durch C. Correns[3]), daß in polygamen Pflanzenarten, welche rein weibliche und gynomonöcische Individuen aufweisen, die weibliche Tendenz der rein weiblichen Individuen so dominiert, daß sie, mit Pollen der gynomonöcischen bestäubt, nur weibliche Pflanzen liefern. Die rein weiblichen Individuen von Cannabis und Mercurialis, durch den verstäubenden Pollen eines oder einiger Individuen befruchtet, die vereinzelte männliche

---

1) Franz Roth, Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex, Verhandl. des Naturh. Ver. der Pr. Rheinl. u. Westf., 63. Jahrg. 1906, zweite Hälfte 1907, S. 336. 347.

2) Ich begnüge mich hier wieder damit, auf O. Penzigs Pflanzen-Teratologie, Bd. II, 1894, S. 286 und 293 hinzuweisen.

3) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, S. 38. Dort die früheren diesbezüglichen Arbeiten von C. Correns angeführt.

Blüten produzierten, müßten somit wieder rein weibliche Pflanzen liefern. Aber auch jene Individuen selbst, die derartig vereinzelte männliche Blüten erzeugten, würden, mit dem eigenen Pollen bestäubt, im besten Falle nur wieder männliche bezw. hermaphrodite Blüten, vereinzelt, somit leicht übersehbar, tragen. Denn auch diesen Individuen kommen Kerne zu, in welchen die weibliche Tendenz dominiert, so daß eine männliche Tendenz, selbst wenn sie an vereinzelten Stellen die Aktivierung der männlichen Geschlechtsmerkmale durchzusetzen vermag, nur schwach sein kann und somit selbst die männlich bevorzugte Hälfte der Pollenkörner mit dieser Tendenz nur in verhältnismäßig geschwächter Weise ausstattet. Selbst über diese bevorzugte männliche Hälfte der Pollenkörner behält weiterhin die Weiblichkeit der Eier die vollständige oder annähernd vollständige Herrschaft. Als Ergebnis seiner Versuche über „die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen" konnte C. Correns bereits 1906 aussprechen, daß die phylogenetisch jüngeren, eingeschlechtlich gewordenen Formen über die der zwitterigen Urform dominieren [1]). Dieses Ergebnis wurde auch durch C. Correns' neueste Untersuchungen bekräftigt [2]). Ja, die Neigung der zu den Versuchen verwendeten weiblichen und gynomonöcischen Pflanzen, nur Nachkommen mit demselben Geschlecht hervorzubringen, trat im Laufe der Untersuchung, von Jahr zu Jahr, deutlicher hervor. Für Satureia hortensis drückt C. Correns den Einfluß des Pollens der mehr oder weniger zwitterigen Form auf die weibliche so aus [3]), daß er gar

---

1) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1906, S. 459.

2) Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1908, S. 686.

3) a. a. O. S. 689.

keine andere Rolle bei der Bildung der Nachkommen der weiblichen Form spielt, als die eines „Entwicklungsanregers“. Und für Versuche mit zwittrigen und weiblichen Formen von Plantago lanceolata stellte sich im besonderen auch heraus[1]), daß, „je ausgesprochener eine Pflanze Keimzellen mit der weiblichen Tendenz bildet, um so geringer der Einfluß der Herkunft des Pollens ist“.

Nach alledem ließe sich denken, daß, wenn für Aussaaten im großen, welche dazu dienen sollen, das Zahlenverhältnis der Geschlechter diöcischer Pflanzen zu bestimmen, eine Rasse gewählt wird, deren Weibchen dazu neigen, männliche bezw. hermaphrodite Blüten öfters hervorzubringen, dadurch der Ausfall der Ernte zugunsten der Weibchen verschoben wird. Denn jede Befruchtung der Weibchen, die durch den Pollen solcher Ausnahmeblüten bewirkt wurde, kommt bei der Zählung den Weibchen zugute, sie liefert Pflanzen, die dann schlechtweg alle als Weibchen gelten. Daher es möglicherweise kommt, daß Fr. Heyer[2]) in der Gegend von Halle, bei Zählung von mehr denn 40000 Exemplaren von Cannabis ein Verhältnis von 100 Männchen auf 114,93 Weibchen fand, während C. Fisch[3]) die von Haage und Schmidt in Erfurt seinerzeit bezogene Thüringer Hanfsorte, bei 66327 Individuen, 100 Männchen auf 154,24 Weibchen lieferte.

---

1) a. a. O. S. 697.

2) Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw., Ber. aus dem physiol. Labor. und der Versuchsanst. des Landw. Inst. der Univ. Halle, Bd. I, 1884, Heft V, S. 141.

3) Ueber die Zahlenverhältnisse der Geschlechter beim Hanf, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1887, S. 145.

Fragaria virginiana + elatior. Prüfung auf Merogonie.

In seinem interessanten Aufsatz: „Ueber unsere Erdbeeren und ihre Geschichte“ [1]) kommt H. Graf zu Solms-Laubach auch auf jene Erdbeerbastarde zu sprechen, für welche A. Millardet [2]) ein ganz eigenes Verhalten angegeben hatte. Sie sollten dem einen der beiden Eltern in solchem Maße gleichen, daß man sie von ihm nicht unterscheiden konnte. Besonders auffällig mußten unter diesen vermeintlichen Bastarden die erscheinen, die völlig dem Vater entsprachen [3]) Dieses Verhalten suchte Alfred Giard [4]) sich dadurch zurechtzulegen, daß er annahm, daß es sich um Merogonie handle, daß der mütterliche Eikern in einem Worte degeneriere und die Keimentwicklung von dem in das Ei aufgenommenen väterlichen Spermakern allein ausgehe.

Um sich ein eigenes Urteil über die in Frage stehenden Bastarde zu bilden, hat H. Graf zu Solms-Laubach 1902 eine Anzahl eingetopfter Pflanzen von Fragaria virginiana, die ohne entwickelte Staubgefäße, somit durchaus weiblich waren, mit den männlichen Blüten von F. elatior bestäubt. Sie setzten reichlich Früchte an. Die 37 aus den Samen dieser Früchte erzogenen, teils männlichen, teils weiblichen Pflanzen „glichen samt und sonders

---

1) Bot. Ztg., I. Abt., 1907, S. 45.

2) Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. de la Soc. des Sc. physiques et naturelles de Bordeaux, T. IV, 4e Sér., 1894.

3) Sonderabzug S. 4, 18.

4) Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation, Comptes rend. hebd. des séances de la Soc. de Biologie de Paris, Taf. XV, 1903, p. 779.

so absolut dem Vater (F. elatior), daß kaum ein Unterschied von demselben zu entdecken war“ [1]).

Da H. Graf zu Solms-Laubach in seinem Aufsatz erklärte, nicht selber die Untersuchung auch auf das mikroskopische Gebiet übertragen zu wollen, so bat ich ihn, mir sein Material für ein solches Studium zur Verfügung stellen zu wollen. Das geschah in der bereitwilligsten Weise, wofür ich dem Grafen zu Solms-Laubach den größten Dank schulde. Daß mich das Problem dieses eigenartigen Verhaltens im höchsten Grade interessieren mußte, folgte aus dem Gang meiner langjährigen Arbeiten.

Ich erhielt aus dem botanischen Garten zu Straßburg die ganze Serie der vom Grafen zu Solms-Laubach untersuchten Erdbeeren, die nunmehr in unserem Bonner botanischen Garten in Kultur genommen wurden. Im Frühling dieses Jahres konnten wir an Bestäubungsversuche schreiten und mit dem Fixieren beginnen. L. Jost hatte die Güte, mir weiter mit abgeschnittenen Pflanzenteilen aus Straßburg zu helfen und einige Fixierungen dort bestäubter Blüten vorzunehmen.

Der Schwerpunkt der Untersuchung mußte für mich in den mit Fragaria elatior bestäubten Blüten von Fragaria virginiana liegen. Bei eindeutigem Ergebnis konnte damit die ganze Aufgabe gelöst sein. Wir hatten rechtzeitig unsere eingetopften Exemplare von Fragaria virginiana im Gewächshaus isoliert. Die Blüten waren, so wie H. Graf zu Solms-Laubach angibt, rein weiblich. Wir bestäubten sie, da unsere F. elatior noch nicht blühte, mit den Pollen der abgeschnittenen Sprosse, die L. Jost aus Straßburg sandte. Die Fixierung wurde in Intervallen von

1) a. a. O. S. 53.

je 12 Stunden nach der Bestäubung ausgeführt, und zwar in Chromosmiumessigsäure. L. Jost nahm in Straßburg ähnliche Fixierungen mit Alkohol-Eisessig, so wie ich ihn darum gebeten hatte, vor[1]). L. Jost schrieb mir bei Zusendung des fixierten Materials, daß es ihm unmöglich sei, für den vollen Abschluß von Insekten, also für ganz sichere Reinheit der Bestäubungen, Garantie zu übernehmen. Zu unseren im Gewächshaus abgesonderten Pflanzen war der Zutritt von Insekten ausgeschlossen. Ich begann die Untersuchung daher mit Schnittserien von unseren Pflanzen. Die geeignete Orientierung der Samenanlagen für das Schneiden ließ sich dadurch erlangen, daß man sie, die zum Zweck der Durchtränkung in Paraffin schon aus dem Fruchtknoten befreit worden waren, in flüssigem Paraffin zu Boden sinken ließ und dieses dann zum Erstarren brachte. Die meisten Samenanlagen pflegten so von selbst die richtige Lage anzunehmen.

Die Untersuchung war alsbald von dem erwünschten Erfolg begleitet. Schnittserien von Samenanlagen, die zwischen 24 und 48 Stunden nach vollzogener Bestäubung der Narben fixiert worden waren, zeigten die typischen Erscheinungen der Befruchtung. Die erhaltenen Bilder beantworteten so eindeutig die gestellte Frage, daß ich tatsächlich nur zwei Figuren in meine Tafeln aufzunehmen brauche, um den Vorgang klarzulegen. Das eine Bild, Fig. 86, Taf. III, zeigt das obere Ende des Embryosackes einer in der angegebenen Weise mit Pollen von Fragaria elatior bestäubten F. virginiana. Die eine Synergide ist wenig verändert, sie führt in typischer Weise ihren Kern über der noch vorhandenen Vakuole. Die andere Synergide

1) Diese Art der Fixierung erwies sich bei der Untersuchung als weniger geeignet für das Objekt.

erscheint stark lichtbrechend und verschrumpft, oben an ihr ist das Ende des Pollenschlauches zu sehen. Das Ei hat sich etwas gestreckt und führt in dem Cytoplasma an seinem unteren Ende, also dem organischen Scheitel, zwei Kerne: den Spermakern und den Eikern. Beide sind, wie im einzelnen die Fig. 86b, bei stärkerer Vergrößerung, zeigt, bereits vereint, nur durch eine schwache Abgrenzung noch getrennt. Der an Größe hinter dem Eikern etwas zurückstehende Spermakern ist außerdem durch sein kleineres Kernkörperchen kenntlich. Der Endospermkern hatte bereits zwei Teilungen ausgeführt. Ein Endospermkern ist in Fig. 86a rechts neben dem Ei zu sehen.

In meinen Präparaten standen mir außerdem zur Ansicht: gekeimte Pollenkörner auf den Narben und Pollenschläuche auf ihrem Wege zu den Samenanlagen; Spermakern und Eikern völlig verschmolzen im befruchteten Ei, doch noch zwei Nukleolen von verschiedener Größe im Keimkern; die aus den verschmolzenen Kernen hervorgegangene Kernspindel in der gestreckten Keimanlage; zwei- und mehrzellige Keimanlagen, dabei hin und wieder, als eine auch in anderen Fällen nicht eben seltene Erscheinung, je zwei verschieden große Kernkörperchen in den Kernen; endlich auch Endospermkerne vor der Teilung mit drei Nukleolen[1]).

Eine gestreckte, noch ungeteilte Keimanlage mit der ersten Kernteilung habe ich in Fig. 87, Taf. III, abgebildet. In *a* ist bei schwächerer Vergrößerung das ganze obere Embryosackende zu sehen und führt uns auch die beiden

---

1) Nur ganz ausnahmsweise führten einzelne Samenanlagen zwei Embryosäcke, während dies F. Péchoutre als Regel für Fragaria vesca angibt. De l'ovule et la graine des Rosacées, Ann. des Sc., nat. Bot., Ser. 8, T. XVI, 1902, p. 141.

Synergiden wieder vor, die unbenutzte, noch immer ziemlich gut erhaltene, links, die benutzte, verschrumpfte, rechts. In dem stärker vergrößerten Scheitel der Keimanlage, *b*, sind die Einzelheiten der Anaphase zu sehen. Daß in dieser Figur die diploide Zahl der Chromosomen vertreten war, lehrte der Vergleich mit Teilungsbildern in anderen diploiden somatischen Zellen. Es diene zu diesem Vergleich im besonderen die Fig. 88, Taf. III, die eine sich teilende Zelle aus dem Zentralzylinder der Wurzelspitze von Fragaria elatior darstellt, deren Kern sich in genau demselben Stadium der Anaphase befand, wie der Keimkern der Fig. 87. In dem Embryosack der Fig. 87 waren bereits acht Endospermkerne vertreten.

In den unbefruchtet gebliebenen, die große Mehrzahl bildenden Samenanlagen zeigten die Eier beginnende Zeichen der Desorganisation; die Synergiden waren geschrumpft, doch in nicht so starkem Maße, wie die in Fig. 86a dargestellte rechte Synergide, welche die Befruchtung vermittelt hatte. Zudem kam den Synergiden der mit Eisenhämatoxylin gefärbten Eiapparate, die steril blieben, ein mehr bräunlicher Ton zu.

Nach alledem war nicht zu bezweifeln, daß die in unserem Gewächshause mit Fragaria elatior bestäubten Stöcke von F. virginiana durch den Pollen jener Art regelrecht befruchtet worden waren. Der Keimkern im befruchteten Ei war das Produkt der Verschmelzung von Spermakern und Eikern und als solches Produkt, also mit diploider Chromosomenzahl, trat die Keimanlage in weitere Entwicklung ein.

Somit liegt keine Merogonie bei der Keimbildung von Fragaria virginiana + elatior vor, ein Vorgang, der bei einer Phanerogame zum mindesten sehr wunderbar gewesen wäre.

Da die Nachkommen dieser Kreuzung ganz dem Vater gleichen, so beweist das, daß in bestimmten Fällen die erblichen Merkmale des einen der beiden Kerne, die im Befruchtungsakt zur Vereinigung kamen, ganz über die des anderen dominieren können.

Ich muß hinzufügen, daß ich selbst keine reifen Samen von den bestäubten Pflanzen geerntet habe, da das ganze, immerhin spärliche Material zum Zweck der Untersuchung fixiert werden mußte. Ich habe somit nicht selber konstatiert, daß die aus den Samen von Fragaria virginiana + elatior sich entwickelnden Bastarde der F. elatior gleichen. Dazu hätte die Zeit seit Beginn meiner Versuche auch nicht gereicht. Doch dieser Teil der Aufgabe war durch den Grafen zu Solms-Laubach bereits erledigt. Es könnte sich also nur etwa darum handeln, ob in das Ergebnis meiner Versuche nicht anderer Fragariapollen, als der von Fragaria elatior stammende, eingegriffen hätte; doch das ist sicher ausgeschlossen. Auch unterlag ja das ganze Verhalten des zur Bestäubung benutzten Pollens, durch die in bestimmten Zeitabschnitten vorgenommene Fixierung der lückenlosen Kontrolle. Die Pflanzen aber, mit denen ich operierte, waren die nämlichen, mit denen Graf zu Solms-Laubach seine Versuche durchgeführt hat.

Da Fragaria virginiana, die Graf zu Solms-Laubach im Gewächshause isoliert hatte, durchaus steril blieb [1]), so schien ihm das auch nicht gerade für Giards merogonistische Anschauung zu sprechen.

In den Kulturen des Grafen zu Solms-Laubach blieben die Bastarde Fragaria virginiana + elatior, ungeachtet ihrer großen Aehnlichkeit mit F. elatior, absolut

1) a. a. O. S. 54.

steril[1]). Hier fixierte Blüten der aus Straßburg erhaltenen Bastarde führten nur verbildeten Pollen und Samenanlagen, deren innere Entwicklung nicht über die Teilung der Embryosackmutterzellen hinausreichte. Mediane Längsschnitte durch Samenanlagen fertiger Blüten zeigten demgemäß nach Art der Rosaceen[2]) tief im Gewebe des Nucellus eine Gruppe geteilter, meist schon in Desorganisation begriffener Embryosackmutterzellen.

Die Apogamie von Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey. und das Verhalten der normalgeschlechtlichen Thymeläaceen.

Die im botanischen Garten zu Buitenzorg kultivierten Exemplare dieser Thymeläacee bilden in ihren Samenanlagen Keime aus ohne vorherige Bestäubung. Das stellte durch zahlreiche und einwandfreie Versuche Hans Winkler in den ersten Monaten des Jahres 1904 fest[3]). Kastrierte Blüten verhielten sich anders als unversehrte. Auch in letzteren waren niemals gekeimte Pollenkörner auf den Narben zu finden. Der Pollen zeigte sich überhaupt mangelhaft ausgebildet und ließ sich zur Schlauchbildung nicht bewegen.

Hans Winkler hatte mehrere Tausend fixierte Blüten der Wikstroemia für die histologische Untersuchung vor-

1) a. a. O. S. 53.

2) E. Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879, S. 14; F. Péchoutre, De l'ovule et de la graine des Rosacées, Ann. des Sc., nat. Bot., Ser. 8, T. XVI, 1902, p. 140.

3) Hans Winkler, Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, Bd. II, 7. Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey., Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, 2e Série. T. V, 1906, p. 208.

bereitet. Da jede Blüte nur eine Samenanlage führt und im besten Falle somit nur ein brauchbares Präparat liefern kann, so stand von vornherein eine sehr mühevolle Arbeit für die Zusammenbringung aller nötigen Entwicklungszustände in Sicht. Obwohl Hans Winkler den größten Teil seines Materials verarbeitet hat, ist es ihm „doch noch nicht gelungen, alle wünschenswerten Stadien in lückenloser Reihe zu bekommen, wenn auch die wichtigsten", wie er angibt [1]), „vorliegen". Im besondern bleiben, seiner eignen Erklärung nach [2]), die Ergebnisse bei Erforschung der Embryosackanlage unvollständig, denn „bei der Seltenheit geeigneter Stadien und der Ungunst des Objektes" gelang es Hans Winkler nicht, entscheidende] Chromosomenzählungen auszuführen, aus denen sich eine Reduktion der Chromosomenzahl definitiv ergeben hätte. „Immerhin ergaben aber doch", fügt Hans Winkler hinzu, „die wenigen Zählungen, die ich anstellen konnte, einigermaßen zuverlässig, daß die Chromosomenzahl bei den fraglichen Mitosen jedenfalls mehr als 26 betrug, und das war, wie sich beim Studium der Mikrosporenentwicklung sicher feststellen ließ, die haploide Zahl." „Ueberdies", so heißt es weiter, „ähnelten die Polansichten der betreffenden Aequatorialplatten durchaus denen der somatischen Kernteilung, nicht denen, wie sie bei der heterotypischen Teilung der Mikrosporenmutterzellen zu sehen sind." „Vorderhand muß es jedenfalls als sehr wahrscheinlich gelten, daß bei der Entstehung des Eies von Wikstroemia indica keine Reduktionsteilung stattfindet, daß das Ei daher die somatische Chromosomenzahl besitzt, und daß es sich daher auch hier wie bei der Mehrzahl der anderen Fälle pflanz-

1) a. a. O. S. 220.
2) a. a. O. S. 232.

licher Parthenogenesis um somatische Parthenogenesis handelt."

Durch Hans Winklers Veröffentlichung war mein Interesse für Wikstroemia geweckt, und da mein damaliger Assistent, nunmehriger Kollege, Max Koernicke, sich gerade zur Reise nach Java anschickte, so bat ich ihn, dort Material von der Pflanze für mich einzulegen. Hans Winkler stellte in Aussicht, das ihm noch gebliebene Material allmählich aufzuarbeiten. „Vielleicht", meinte er, „daß sich ein sicherer Entscheid dabei noch wird erbringen lassen." Meine Absicht ging infolgedessen zunächst nur dahin, mir über Wikstroemia, zur eigenen Belehrung, ein Urteil zu bilden. So begann ich die Untersuchung des mir reichlich durch die Gefälligkeit meines Kollegen zugestellten Materials im Herbst 1907. Der Zufall fügte es, daß mir gleich eins der ersten Präparate eine schräg orientierte Kernspindel in der Embryosackmutterzelle vorführte, und daß allem Anschein nach die Kernplatte dieser Spindel 26 Elemente, also jene Zahl, die Hans Winkler als die reduzierte angibt, zählte. Auch war das Aussehen dieser Kernspindel weit ähnlicher jenem der Reduktionsspindeln, die ich bald darauf zu sehen bekam in den Pollenmutterzellen, als dem der Spindeln somatischer Zellen. So erwuchs für mich aus den geschauten Bildern ein Problem, von dem ich nun nicht mehr lassen konnte, und das ich mit Zurückstellung anderer Arbeiten verfolgte. Nach monatelangem Mühen war ich aber in der Lösung der Widersprüche, auf die ich zu Beginn der Untersuchung stieß, kaum weiter gediehen und mußte schließlich die Arbeit unterbrechen, da ich das ganze Material aufgebraucht hatte.

Hierauf wandte ich mich an den Direktor des botanischen Gartens in Buitenzorg M. Treub mit der Bitte um

neues Material. In gewohnt entgegenkommender Weise erhielt ich solches zugeschickt. Endlich lief auch noch eine entsprechende Sendung von Prof. G. Tischler ein, dem ich meine Wünsche ebenfalls mitgeteilt hatte, und der sich der Sache sofort nach seiner Ankunft in Buitenzorg annahm.

So war es mir in kurzem möglich, vollständige Entwicklungsreihen der Embryosackanlage zu gewinnen und durch Häufung der Beobachtung die scheinbaren Widersprüche zu lösen.

Das wurde mir auch dadurch erleichtert, daß ich bei der Wiederaufnahme der Arbeit besser vorbereitet an sie herantrat. Diese Vorbereitung hatte ich dem Studium entsprechender Entwicklungsvorgänge bei drei anderen Thymeläaceen zu verdanken, nämlich Daphne Mezereum, Daphne alpina und Gnidia carinata. Material für beide Daphne-Arten lieferten mir die Freiland-Kulturen unseres botanischen Gartens, für Gnidia dessen Gewächshäuser. In E. Gilgs Bearbeitung der Thymeläaceen in Engler-Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien[1]) sind Wikströmineen, Daphnineen und Gnidiineen in derselben Unterfamilie der Thymeläoideen untergebracht, wobei Wikströmineen und Daphnineen auch in denselben Formenkreis, nämlich den der Daphneen gehören, während Gnidium in dem entfernteren Formenkreis der Gnidieae steht. Es wäre gewiß auch sehr erwünscht gewesen, eine normalgeschlechtliche Wikstroemia-Art untersuchen zu können, allein von einer solchen gelang es mir nicht Material zu erlangen. Doch da Daphne und Gnidia in den in Betracht kommenden Entwicklungsvorgängen übereinstimmen, so dürften auch

1) III. Teil, 6. Abteilung a. 1894, S. 216.

normalgeschlechtliche Wikströmien von ihnen nicht wesentlich abweichen. Wie denn E. Gilg noch im besonderen hervorhebt, daß die Familie der Thymeläaceen eine außerordentlich natürliche sei[1]).

Seitdem Hans Winkler seine Untersuchungen an Wikstroemia angestellt hat, sind mehrere Jahre verflossen. So darf ich wohl diese Arbeit veröffentlichen, ohne etwaige fernere Mitteilungen von ihm noch abzuwarten, und zwar das um so mehr, als auch meine Aufgabe, durch Ausdehnung auf andere Thymeläeaceen, eine weitere Fassung erhielt.

Bemerkt sei noch, daß die Fixierung meiner Objekte vornehmlich mit Eisessig-Alkohol (drei Teilen absoluten Alkohol und einem Teil Eisessig), außerdem mit Chromosmiumessigsäure vollzogen wurde. Wegen seines leichten Eindringens in die Gewebe leistet Eisessig-Alkohol für Objekte die in großen Mengen fixiert werden müssen und die nicht leicht freizulegen sind, nicht zu unterschätzende Dienste. Meist ist auch die Fixierung gar nicht schlecht. Zur Färbung bewährt sich besonders Eisenhämatoxylin nach dem bekannten Heidenhainschen Verfahren[2]).

Wie schon Hans Winkler des näheren geschildert hat, führt jeder Fruchtknoten von Wikstroemia indica eine einzige mit zwei Integumenten versehene umgewendete Samenlage[3]). Man bekommt sie in medianen Längsschnitten zu sehen, wenn man die in Paraffin eingebetteten Blütenanlagen bei Herstellung der Schnittserien so orientiert, daß die Mediane der beiden äußeren Kelchblätter in der

1) l. c. S. 221.

2) Das botanische Praktikum, 4. Aufl., 1902, S. 70. Das kleine botanische Praktikum, 6. Aufl., 1908, S. 227.

3) a. a. O. S. 213 und 219, sowie Taf. 21, Fig. 20. Vergl. auch meine Fig. 1, Taf. I.

Schnittebene liegt. Soll die Reduktionsteilung in der Pollenmutterzelle studiert werden, so kommen solche Längsschnitte in Betracht, in welchen an der Samenanlage die Ränder der beiden Integumente die Scheitelhöhe des Nucellus erreichen. — Wegen der Anlage der Pollenfächer, deren Archespors und deren Wandung verweise ich auf Hans Winklers Schilderung[1]). Die Vorgänge vollziehen sich in der für Angiospermen typischen Weise. Alsbald vermehren die mit Inhalt sich dicht anfüllenden Tapetenzellen ihre Kerne. Hans Winkler gibt richtig an, daß das nur auf mitotischem Wege geschieht. Ich halte überhaupt entgegengesetzte Behauptungen für Tapetenzellen, auf Grund meiner Erfahrungen, für unzutreffend. Da die mitotische Vermehrung der Kerne in den Tapetenzellen, soweit letztere, was ja meist der Fall ist, mehrkernig werden, sich schon frühzeitig vollzieht, eine Zellteilung der Kernteilung aber niemals folgt, so trifft der Beobachter zu Beginn seiner auf die Pollenmutterzellen gerichteten Studien schon die mehrkernigen Zustände in den Tapetenzellen an. Kernteilungen erfolgen in diesen dann nur noch vereinzelt, wohl aber liegen die Kerne derselben Zelle meist einander an und zeigen vielfach auch Stadien der Verschmelzung. Letztere machen den Eindruck direkter Teilungen und können zu solcher Deutung leicht verleiten (Fig. 1, Taf. I). Innerhalb der nicht in Mitose befindlichen Tapetenkerne sind Chromatinkörner von fast gleicher Größe, in annähernd übereinstimmenden Abständen, an der Kernwandung verteilt. Wenige nur, wenn überhaupt, befinden sich im Kerninnern. Ein zartes Liningerüst ist zwischen diesen Chromatinkörnern zu erkennen. Ein Kernkörperchen, in Ver-

---

1) a. a. O. S. 220.

schmelzungsprodukten deren entsprechend mehrere, sind an ihrer die Chromatinkörner meist bedeutend übersteigenden Größe und schwächerer Hämatoxylinfärbung leicht kenntlich (Fig. 1). Zählungen ergeben, daß die Zahl der Chromatinkörner auch in Kernen, die nicht als Verschmelzungsprodukte gelten können, Schwankungen unterworfen ist. Wenn sie sinkt, pflegen die einzelnen Chromatinkörner größer zu werden. In einzelnen Kernen wird man auch an Stelle des einen oder des anderen größeren Korns eine Gruppe von zwei, selbst mehr Chromatinkörnern finden. Weit über 20 steigt die Zahl der Chromatinkörner in einem einfachen Tapetenkern kaum. Aussehen und Verteilung dieser Chromatinkörner regt zu Vergleichen mit solchen von O. Rosenberg[1]) und Fr. Laibach[2]) in ruhenden Kernen beobachteten Chromatinansammlungen an, die sie als Chromosomenzentren deuten zu müssen glauben, da ihre Zahl mit der Zahl übereinstimmt, in der sich die Chromosomen für jede Mitose aus dem Gerüstwerk des Kernes sondern. Doch in diesem Falle ist die Zahl der Chromatinkörner Schwankungen unterworfen, zudem, wie wir bald sehen werden, in allen Fällen geringer als die theoretisch vorauszusetzende Chromosomenzahl. So müßte denn jedes Chromatinkorn das Chromatin für eine Anzahl von Chromosomen vereinigen, und zwar für eine je nach den Kernen verschiedene Zahl. Diese Annahme klingt willkürlich, gewinnt aber an Wahrscheinlichkeit in dem Maße, als die Zahl der in den Tapetenzellen beobachteten Mitosen steigt. Denn man gelangt zu dem Er-

1) Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich, Flora, Bd. XCIII, 1904, S. 251.

2) Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich, Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXII, 1907, Abt. I, S. 191.

gebnis, daß auch in sicher einfachen Kernen, Kernen, die somit bestimmt nicht Verschmelzungsprodukte sind, die Zahl der abzählbaren Elemente der Kernplatte Schwankungen unterworfen ist. Mit sinkender Zahl dieser Elemente nimmt ihre Größe zu; bis auf 30 sieht man sie nicht steigen. Die Zahl der Elemente ganz sicher festzustellen, gelingt in den meisten Fällen nicht. Eine solche polare Ansicht der Kernplatte, wie sie der obere Kern der Fig. 2 darbietet, kann als besonders verbreitet gelten. Für den Teilungsvorgang pflegen sich die Kerne der Tapetenzellen, auch wo sie zuvor aneinander hafteten, zu trennen. Ein vollkommeneres Verschmelzungsprodukt führt hingegen als Einheit seine Teilung aus und liefert dann entsprechend große Teilungsfiguren. Eine einem solchen Verschmelzungsprodukt entstammende Anaphase führt uns die Fig. 3 vor. Ich habe den Kernspindeln solcher Verschmelzungsprodukte, sowie der beginnenden Teilung ihrer Kernplatte besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Ich verfolgte dabei die Absicht, festzustellen, ob aus der Tatsache der Verschmelzung diploider Kerne sich nicht im überchromosomigen Produkt die Neigung zu einer Reduktionsteilung einstelle. So viel Teilungsstadien ich aber auch musterte, das Ergebnis blieb stets negativ. Ich habe nicht eine Figur gesehen, die sich im Sinne einer Reduktionsteilung hätte verwerten lassen. Es verhielten sich somit die syndiploiden Kerne der Tapetenzellen von Wikstroemia bei ihrer Teilung nicht anders als ihnen entsprechende Verschmelzungsprodukte in chloralisierten Wurzeln von Pisum[1]). — Stets befinden sich, wie auch Hans Winkler be-

1) Vergl. meinen Aufsatz über die Individualität der Chromosomen etc., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1900, S. 482.

merkt[1]), alle Kerne einer Tapetenzelle in derselben Teilungsphase (Fig. 3). Hans Winkler möchte daraus schließen, „daß unter den jeweils in einer Tapetenzelle realisierten Bedingungen immer nur ein bestimmtes Entwicklungsstadium des Kernes möglich ist"[2]). Das dürfte stimmen für Zellen, deren Größe nicht gewisse Grenzen überschreitet. Die Embryosäcke vieler Angiospermen wachsen hingegen über diese Maße hinaus und dann pflegen die Kerne ihres cytoplasmatischen Wandbelegs verschiedene Teilungsstadien aufzuweisen. Doch stellen sich auch in diesen Zellen die Bedingungen für die Kernteilung periodisch ein, nur daß sie sich nicht in dem ganzen Wandbeleg auf einmal geltend machen, sondern die Kernteilung in fortschreitenden Bahnen auslösen. Daher ich schon 1880[3]) solche Wandbelege für das Studium der Kernteilung empfehlen konnte und sie als Musterkarten bezeichnete, die dem Beobachter alle Stadien einer Kernteilung in lückenlosem Zusammenhang vorführen und ihn über die, damals noch nicht sichergestellte Aufeinanderfolge der Zustände aufklären[4]). Nicht belanglos ist es vielleicht, hervorzuheben, daß trotz des völlig übereinstimmenden Aussehens der einzelnen Zellen in der reifenden Tapete und trotz der jedenfalls völlig gleichen Einflüsse, denen sie im Pollenfach ausgesetzt sind, sie einzeln ihre Bestimmungsfähigkeit für die karyokinetischen Vorgänge behalten. Das ist hingegen nicht der Fall bei den Pollenmutterzellen, die man, solange als die Bedingungen normal bleiben, im gleichen Teilungsstadium anzu-

1) a. a. O. S. 221.

2) a. a. O. S. 222.

3) Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, S. 14.

4) Ein ausgedehnteres Bild eines solchen Wandbelegs von Fritillaria persica veröffentlichte ich 1884 im XIII. Bd. des Archivs für mikroskopische Anatomie, Taf. XIII, Fig. 1.

treffen pflegt, bezw. ähnlich wie in den zuvor erwähnten cytoplasmatischen Wandbelegen angiospermer Embryosäcke, in fortschreitenden, aneinanderschließenden Teilungszuständen.

Die synaptischen Stadien in den Pollenmutterzellen von Wikstroemia bieten das gewohnte Bild dar (Fig. 4), laden im übrigen nicht zu eingehendem Studium ein. Durch ihr typisches Aussehen imponiert hierauf die Diakinese. Die Aehnlichkeit, welche die Bilder beim ersten Anblick mit den ruhenden Kernen der Tapetenzellen zu besitzen scheinen, schwächt sich ab bei eingehender Betrachtung. Denn die an der Kernwandung verteilten chromatinreichen Körper sind weit regelmäßiger gestaltet und lassen ihre Zusammensetzung aus je zwei aneinander gefügten Chromosomen sicher erkennen. Sie zeigen eckige Umrisse und eine Größe, welche die Durchschnittsgröße der Chromatinkörner ruhender Tapetenzellkerne erheblich übersteigt. Das lehrt der Vergleich unserer Fig. 5 mit der Fig. 2. Ich habe in den Kern der Fig. 5 alle Chromosomenpaare, die Gemini, die er führte, bei entsprechender Aenderung der Einstellungen eingetragen. Die tiefer gelegenen Gemini habe ich dunkler gehalten. Das Bild entspricht den Hans Winklerschen Figuren 13 und 14[1]). Um die Gemini zu zählen, habe ich eine Anzahl solcher Kerne bei verschiedener Einstellung gezeichnet und gewann dabei die Zahl 26, also dieselbe Zahl, zu der Hans Winkler bei Untersuchung in Polansicht sich präsentierender Kernplatten gelangte[2]). Kernplatten in solcher Stellung können in der Tat über die Zahl der Gemini, von denen sie gebildet werden, keinen Zweifel lassen. Das lehren auch meine Figuren 8 und 10,

1) a. a. O. Taf. XXI.

2) Seine Figuren 15 u. 16, Taf. XXI.

Taf. I. Ich gebe auch einige Seitenansichten von Reduktionsspindeln in den Figuren 6, 9 und 11 wieder, die uns später Vergleichsobjekte abgeben sollen, und füge ihnen die schräge Ansicht einer Kernplatte in Fig. 7 hinzu. Von späteren Zuständen schien mir nur noch die fertiggestellte homöotypische Kernspindel in Betracht zu kommen, und zwar wegen der äußeren Aehnlichkeit, die sie in diesem Falle mit der Reduktionsspindel besitzt und auf die hier gleich hingewiesen sei. Ich wählte einen Schnitt zur Abbildung, der beide Kernspindeln in Seitenansicht zeigt (Fig. 12). Nach solchen Zuständen muß man längere Zeit suchen, weil meist zuvor schon sich Störungen im Entwicklungsgang der Pollenmutterzellen einstellen. Doch kann es auch zur normalen Tetradenbildung kommen und auch zur Anlage junger, normal ausschauender Pollenkörner. Nur ausnahmsweise bringen es diese aber zur Teilung in die generative und vegetative Zelle. Doch dieses Verhalten hat Hans Winkler schon geschildert[1]), und will ich es nicht weiter erörtern. Es handelt sich um die nämlichen Störungen der Pollenentwicklung, die mir bei apogamen Eualchimillen entgegengetreten waren[2]). Hans Winkler, der die frischen Blüten der Wikstroemia in Buitenzorg durchmustern konnte, gibt an[3]), in ihnen, wenn auch sehr selten, Antheren mit „durchgehends gesundem Pollen" gefunden zu haben.

Während das Pollenstudium sich bei Wikstroemia indica rasch zu Ende führen ließ, stieß ich bei meinen Bemühungen, die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen klarzulegen, auf ganz außerordentliche Schwierigkeiten. Solange mir

1) a. a. O. S. 223.

2) Die Apogamie der Eualchimillen etc., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 95 ff.

3) a. a. O. S. 222.

die Deutung des Geschehenen fraglich blieb, hielt ich jeden neuen Eindruck in der Zeichnung fest. So wuchs die Zahl meiner Figuren fast ins Unermeßliche. Zur Veröffentlichung gelangen davon jetzt nur wenige. Ihnen voraus müssen aber die Schilderungen und die Bilder gehen, die sich auf das Verhalten der diploiden somatischen Kerne [1]) der Wikstroemia beziehen. Die Samenanlagen und sonstigen jungen Blütenteile boten mir reichliche Gelegenheit zu ihrem Studium. Alle diese Kerne hatten ebensolche Chromatinkörner an ihren Wandungen aufzuweisen, wie sie uns in den Kernen der Tapetenzellen schon entgegengetreten waren. Wie dort, war auch hier die Zahl dieser Chromatinansammlungen schwankend, und sie sank mit zunehmender Größe der einzelnen Ansammlung. In kurzer Zeit hatten von mir vorgenommene Zählungen beispielsweise 6, 7, 9, 10, 12 Chromatinkörner für verschiedene Kerne ergeben. In derselben Samenanlage pflegte die Zahl nicht übermäßig zu schwanken. Das mag sich für uns gleich aus der Betrachtung der Fig. 44, Taf. II, ergeben. Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch die Zahl der Elemente, die sich hier aus dem ruhenden Kern für den Teilungszustand sondern, nicht in allen Präparaten dieselbe ist, ja in ein und demselben Präparat innerhalb gewisser Grenzen schwankt. So wie die chromatischen Ansammlungen in den ruhenden Kernen bedeutende Größenunterschiede je nach den Präparaten zeigen, so auch die gesonderten Elemente der Teilungsstadien, wobei weitgehende Verschiedenheiten der Gestalt zugleich auffallen. Das mag durch eine Anzahl

---

1) Soweit ich im folgenden kurzweg von somatischen Kernen reden werde, sind darunter diploide Kerne, also Kerne des Somas des Sporophyts gemeint.

von Abbildungen näher begründet werden[1]). Zunächst führen uns die Figuren 13 und 14, Taf. I, ruhende Kerne aus den Integumentanlagen vor. Alle Chromatinkörner sind bei verschiedener Einstellung in diese Kerne eingetragen worden. So auch in den unteren Kern der zwei Zellen (Fig. 15), die einem Nucellus angehörten. Die Chromatinkörner, welche der vom Beobachter abgewandten Seite der Kernwandung anlagen, habe ich nur konturiert. Die Chromatinkörner des in Fig. 16 dargestellten Kernes einer Integumentzelle zeigen sich teilweise zu chromosomähnlichen Gebilden gestreckt. In Fig. 17 liegt eine junge Nucellarzelle vor, deren Kern verhältnismäßig chromatinarm ist und dünne, gewundene Fadenabschnitte als Chromosomenanlagen führt. Die Fig. 18 zeigt in einem wesentlich chromatinreicheren Nucellarkern, als es der vorhergehende war, die Chromatinkörner deutlich zu Paaren aneinandergereiht. Die relativ dicken, wenig zahlreichen Stäbchen, welche der Integumentkern Fig. 19 an seiner Wandung führte, ließen deutlich einen Aufbau aus kleineren Elementen erkennen. Fortgeschrittenere Prophasen liegen uns in den Kernen Fig. 20 und 21 vor, von denen der erste einem Integument, der letztere dem Nucellus entstammt. Dieser letztere wurde besonders deshalb zur Darstellung ausgewählt, weil er die paarweise Anordnung seiner Chromosomen deutlich verrät. Diese Gruppierung tritt unter Umständen auch auffällig in der Polansicht einer Kernplatte hervor, so jener der Nucellarzelle Fig. 22, weniger in den Kernplatten von zwei anderen Nucellarzellen, Fig. 23 und 24. Kaum möglich ist es, die einzelnen Chromosomen zu verfolgen in der Kernplatte jener Integumentzelle, die in Fig. 25 dargestellt ist. Diese

1) In der Tafelerklärung gebe ich den Ursprung jedes Bildes genau an.

etwas schräg orientierte Kernplatte aus einer Zelle der Fruchtknotenwandung zeigt die Chromosomen in einzelne Körner zerlegt, bei deren Zählung man annähernd zu einer Ziffer gelangt, wie sie theoretisch für die Chromosomen somatischer Kerne hier zu fordern wäre. Umgekehrt stellen sich die Chromosomen in der Kernplatte der in Fig. 27 wiedergegebenen Integumentzelle als besonders lange, verhältnismäßig wenig zahlreiche Fäden uns vor. In der Nucellarzelle Fig. 28, deren Kernplatte in schräger Seitenansicht vorliegt, verraten die einzelnen Chromosomen eine gegliederte Zusammensetzung. Die Figuren 29, 30, 31 machen uns mit den bedeutenden Verschiedenheiten bekannt, welche die Kernplatten im Nucellus und in den Integumenten bei Seitenansicht aufweisen können. Die schon früher von uns betrachtete Fig. 44 zeigt uns in einer ihrer links gelegenen Nucellarzellen eine Kernplatte, deren Seitenansicht durch die geringe Zahl der sie bildenden Elemente auffällt. Aehnlich verhält es sich mit der Fig. 32, wo die Chromosomen zudem fast kubisch gestaltet sind und in der Teilungsebene so gelagert erscheinen, daß ihre Längshälften eine genau polare Orientierung aufweisen. Diese Kernplatte gehörte einer nicht mehr ganz jungen Zelle der Blumenröhre an. Die Kernplatte der in Fig. 33 dargestellten Nucellarzelle soll uns endlich eine besonders schöne Längsspaltung verhältnismäßig langer Chromosomen vorführen. Eine beginnende Anaphase zeigt uns die obere Nucellarzelle in Fig. 15. Im übrigen haben wir keine Veranlassung, auf weitere Teilungsstadien hier einzugehen. Unser Zweck, zu zeigen, daß bei Wikstroemia indica Zählungen der sich in den somatischen Kernen während der Mitosen sondernden Elemente uns nicht zu einer bestimmten Chromosomenzahl verhelfen, dürfte erreicht sein. Die zuvor

in den Tapetenzellen gesammelten Erfahrungen decken sich mit den hier gewonnenen.

Dieses Ergebnis dürfte von den Gegnern der Individualitätslehre der Chromosomen in ihrem Sinne verwertet werden. Ein Grund mehr für mich, um die Tatsache an sich ihnen nicht vorzuenthalten. Meiner Ansicht nach stellt aber auch Wikstroemia indica nur einen extremen Fall dar in der Reihe von Beispielen unvollkommener Trennungen von Chromosomen während der somatischen Mitosen. Auf solche Erscheinungen habe ich wiederholt hingewiesen; im besonderen geschah das in meinem Aufsatze über typische und allotypische Kernteilung im Jahre 1905[1]). Ich studierte dort schon eingehend mit gleichem Ziele die somatischen Kerne der Samenanlagen von Galtonia candicans und von Funkia Sieboldiana. Die Zahl der sich in ihnen sondernden Chromosomen erwies sich vielfach als zu gering. In jugendlichen Blütenteilen von Funkia ovata und F. Sieboldiana will übrigens seitdem M. G. Sykes die theoretisch zu fordernde Zahl von 48 Chromosomen herausgerechnet haben[2]). Bei Galtonia candicans war die volle Zahl, neben zu kleinen Zahlen, nicht selten, während mir bei Wikstroemia indica der in Fig. 26 dargestellte Fall, der das Hineinkonstruieren von 52 Chromosomen in die Kernplatte auf Grund von Zählungen ebenfalls gestattete, nur einmal vorgekommen ist. Aus dem Studium somatischer Kerne von Wikstroemia indica allein würde schwerlich die Vorstellung von der Individualität der Chomosomen erwachsen sein. Mit der Auffassung, daß der Begriff der Chromosomenindividualität an eine Trennung der Chromosomen auch in jeder

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, S. 17.

2) Note on the number of the somatic chromosomes in Funkia. Archiv für Zellforschung, Bd. I, 1908, S. 525.

somatischen Mitose gebunden sei, wäre der Fall von Wikstroemia indica in der Tat nicht zu vereinigen. Anders, wenn man annimmt, daß in solchem Falle nur die Trennung der einzelnen Chromosomen, unbeschadet ihrer Individualität, unterblieben sei. In den somatischen Kernen können augenscheinlich die Chromosomen ohne Nachteil für den Organismus verbunden bleiben, ihre Längsspaltung sichert trotzdem alle Erbeinheiten den Teilungsprodukten. Anders für die Vorgänge der Reduktionsteilung in den Gonotokonten, wo die homologen Chromosomen sich zu paaren haben. Daß auch bei Wikstroemia indica alle Chromosomen als solche durch die somatischen Zellen hindurchgehen, lehrt genügsam der Umstand, daß wir sie in voller Zahl innerhalb der Gemini in den Pollenmutterzellen wiederfinden. Denn der Weg zu diesen führt durch die somatischen Zellen der Antherenanlage, deren Kerne sich nicht anders als jene der übrigen Blütenteile verhalten. — Der Schwerpunkt des ganzen Problems liegt übrigens, wie ich wiederholt schon betont habe [1], nicht in der Zahl der Chromosomen als solcher, einer Zahl, in welcher selbst nahe verwandte Pflanzen nicht übereinzustimmen brauchen, sondern in den theoretisch zu fordernden Erbeinheiten oder Pangenen. Von diesen ist anzunehmen, daß sie in festgesetzter Folge innerhalb der Chromosomen sich aneinander reihen, die Chromosomen somit nur erblich fixierte Abschnitte dieser Reihe darstellen. Daher auch die Möglichkeit einer Verschiedenheit der Chromosomenzahl selbst zwischen nahe verwandten Organismen, die schlechterdings in der Zahl ihrer Erbeinheiten annähernd übereinstimmen müssen.

1) In dem zuvor zitierten Aufsatz S. 28 und besonders in: Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 501.

Wie in der weitgehenden Vereinigung ihrer Chromosomenzahl innerhalb der somatischen Kerne, so auch stellt Wikstroemia indica einen extremen Fall dar in der Zusammenziehung des Chromatins ihrer ruhenden somatischen Kerne auf verhältnismäßig wenige Punkte. Zwischen beiden Erscheinungen dürfte eine Beziehung bestehen. — Durch das Verhalten der Wikstroemia indica wird somit auch die Deutung nicht geschwächt, die den Chromatinansammlungen in den ruhenden somatischen Kernen dort gegeben wurde, wo ihre Zahl der Zahl entspricht, in der sich die Chromosomen weiterhin aus dem Kerngerüst sondern. Man hat in ihnen dort Zentren erblickt, aus denen sich auf das Fortbestehen der Chromosomen als bestimmter Abschnitte des Kerngerüstes schließen läßt, zu dem sie vereinigt sind.

So vorbereitet, können wir nunmehr an die Deutung der Vorgänge, welche uns die Anlage des Embryosackes darbietet, herantreten. Daß die Entwicklung des Archespors mit der periklinen Teilung einer subdermatogenen Zelle im Scheitel des Nucellarhöckers anhebt, entspricht dem in den Samenanlagen der Angiospermen gewohnten Verhalten. Ich verweise hierfür auf die Figuren 21 und 22 von Hans Winkler[1]). Meine Fig. 34, Taf. I schließt sich unmittelbar der letztgenannten Winklerschen Figur an. Die obere der beiden aus dem ersten Teilungsschritt hervorgegangenen Zellen, die als primäre Schichtzelle zu bezeichnen ist, wiederholt alsbald die Teilung. Hans Winkler deutet in ihr die Längsansicht einer Kernspindel an. In meiner Fig. 34 war die Kernspindel schräg orientiert und kehrte dem Beobachter ihre Kernplatte in schräger Polansicht zu.

1) a. a. O. Taf. XXI.

Diese Schichtzelle nebst angrenzender Dermatogenzelle habe ich in der Fig. 34 unter b stärker vergrößert. Die Fig. 34a gibt bei schwächerer Vergrößerung die ganze Samenanlage wieder, wobei die Embryosackmutterzelle und Schichtzelle durch Eintragung des Inhalts gekennzeichnet sind. Ebenso habe ich den Inhalt auf der einen Seite der Figur, in der Integumentanlage angedeutet, um die vielen in Teilung befindlichen Zellen in ihr kenntlich zu machen. Die Teilungen der Schichtzellen orientieren sich nicht immer in übereinstimmender Weise. Meist werden zunächst durch eine perikline Wand zwei aufeinander folgende Zellen erzeugt und diese übers Kreuz dann geteilt (Fig. 35). In besonders schlanken Nucellaranlagen können aber die ersten Schichtzellen auch eine einfache Reihe bilden (Fig. 36a u. 38a). Die auf die Schichtzellen folgende, durch ihre Gesamtgröße sowie die Größe ihres Kernes sich auszeichnende Zelle wird unter allen Umständen direkt zur Embryosackmutterzelle. Diese verdankt somit gleich dem ersten Teilungsschritt der Archesporzelle ihre Entstehung.

Es war das Bild, das in Fig. 42, Taf. II vorgeführt ist, das mich seinerzeit zu dem eingehenden Studium der Wikstroemia indica bestimmte. Das Messer hatte eine Embryosackmutterzelle gestreift und den im Spindelstadium befindlichen Kern aus seiner Lage gebracht, so daß er seine Kernplatte in schräger Polansicht präsentierte. Diese Ansicht erinnerte so sehr an die ähnlich orientierter Kernplatten von Pollenmutterzellen, daß ich nicht anders meinte, als eine Reduktionsteilung vor Augen zu haben. Ein Vergleich der Fig. 41, Taf. II, und Fig. 7, Taf. I wird bestätigen, daß diese Vorstellung sehr nahelag. Auch die Zählung der Elemente in dieser Kernplatte ergab, wenn nicht volle Uebereinstimmung, so doch bedeutende Annäherung

an die in Pollenmutterzellen herrschenden Verhältnisse, so daß in mir die Fragen auftauchten: ob Wikstroemia indica nicht etwa einen normal haploiden Gametophyten bilde und in einer bei Pflanzen noch nicht beobachteten Weise für die Verdopplung der Chromosomen in der Keimanlage sorge, oder ob der für Phanerogamen mir unwahrscheinliche Fall hier vorliege, daß das Ei mit einfacher Chromosomenzahl seine Entwicklung antrete, oder ob die Paarlinge der Reduktionsplatte nicht vielleicht eine Aequationsteilung vollziehen und ihre Längshälften den Tochterkernen zuweisen, wie mir das ähnlich schon in den Mikrosporenmutterzellen von Marsilien begegnet war[1]), oder ob endlich nicht etwa, wie bereits für Thalictrum purpurascens angegeben wird[2]), die Kernteilung in der Embryosackmutterzelle sowohl in meiotischer als auch in somatischer Weise sich vollziehen könne und nur in letzterem Falle Eier liefere, die, weil doppelchromosomig, ohne Befruchtung sich zum Keim entwickeln. Letztere Annahme schwebte mir zunächst als die wahrscheinlichste vor. Allmählich stellte sich aber heraus, daß sie aufzugeben sei. Eine Sicherstellung des wirklichen Verhalten gelang erst nach sehr zeitraubender Arbeit.

Aus dieser ergab sich nun zunächst, daß die Zahl der Elemente in den somatischen Kernplatten schwankt und ganz allgemein unter der theoretisch geforderten zurückbleibt. Somit konnte auch die Zahl der Elemente, die eine Kernplatte in der Embryosackmutterzelle aufwies, an sich für die Bestimmung der Natur dieser Kernplatte nicht entscheidend sein. Dann bekam ich auch somatische Kern-

1) Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. XCVII, 1907, S. 153.

2) J. B. Overton, Ueber Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1904, S. 274.

platten zu sehen (Fig. 29, 32, Taf. I) mit Elementen, deren Gestalten sehr jenen in Reduktionsspindeln sich näherten. Hierauf stieß ich auf Kernspindeln in Embryosackmutterzellen, die bei sonstiger Uebereinstimmung im Bau mit der zuerst gesehenen Kernspindel nicht unwesentliche Schwankungen in der Zahl ihrer Kernplattenelemente zeigten. Blieb die zuerst angetroffene Kernspindel, Fig. 42, Taf. II, mit ihren 24 Elementen um nur zwei Elemente gegen die für Reduktionsplatten zu fordernde Zahl zurück, erschien somit die Annahme für sie zulässig, daß zwei Elemente durch die anderen gedeckt werden, so dürfte diese Vorstellung doch kaum auf solche Fälle Anwendung finden, in welchen, wie in den in Fig. 39b, und 40, Taf. I dargestellten, man bei der Zählung der Elemente kaum zu der Zahl 20 gelangte. Das waren aber Zahlen, denen man auch in den Kernplatten somatischer Zellen begegnen konnte. Bei alledem imponierte einem die Aehnlichkeit der in der Embryosackmutterzelle ausgebildeten Teilungsfigur mit einer Reduktionsspindel immer wieder von neuem. Daher zur Sicherstellung der Deutung ein anderer Weg noch einzuschlagen war. Er mußte in der Auffindung der charakteristischen Prophasen der Reduktionsteilung bestehen. Es galt, den Kern der Embryosackmutterzelle vor allem in der Synapsis, außerdem aber auch in der hier innerhalb der Pollenmutterzellen so typisch ausgebildeten Diakinese anzutreffen. Da die Synapsis einen besonders lange ausharrenden Zustand in den Prophasen der Reduktionsteilung zu verkörpern pflegt, so war zu erwarten, daß man ihr, bei solcher Häufung des Untersuchungsmaterials, sogar öfter als anderen Teilungsbildern innerhalb der Embryosackmutterzelle begegne. Das gelang mir aber nie, und ebensowenig bekam Hans Winkler Synapsis oder Diakinese

an der betreffenden Stelle in seinen Präparaten zu sehen [1]). Da ich mir die Frage aufgeworfen hatte, ob nicht neben einer somatischen Teilung der Embryosackmutterzellkerne ausnahmsweise eine Reduktionsteilung vorkomme, um ein Bild wie das der Fig. 42 zu liefern, so steigerte ich die Zahl der Beobachtungen fast ins Endlose. Trotzdem kann ich nur wiederholen, daß ich auch nicht ein einziges Mal einer Prophase der Reduktionsteilung in einer Embryosackmutterzelle begegnet bin. Andererseits besaß der Kern der betreffenden Zelle, wenn er das Spindelstadium erreicht hatte, stets das an Reduktionsspindeln erinnernde Aussehen. Also konnte er trotz dieses Aussehens kein Reduktionskern sein, und mußte die Regelmäßigkeit der Gestaltung, die seine Kernplattenelemente im Vergleich mit jenen gewöhnlichen somatischen Teilungsfiguren auszeichnete, durch die besonderen und stets übereinstimmenden, in der Embryosackmutterzelle herrschenden Bedingungen bestimmt sein. Die Größe des Kernes dieser Zellen und die Ausdehnung der von ihm gebildeten Kernplatte mochte zur vollen Trennung ihrer Elemente und zu deren gleichmäßiger Verteilung in der Teilungsebene führen. Daß solche Einflüsse anzunehmen seien, bestätigte mir auch das verhältnismäßig spät gewonnene Bild, das in Fig. 34 b, Taf. I zur Darstellung kam. Da lag in schräger Ansicht die Kernspindel einer primären Schichtzelle vor. Sie machte ebenfalls den Eindruck einer Reduktionsspindel, und auch die sie bergende Zelle stand an Größe und Inhalt nicht wesentlich der tiefer anschließenden Embryosackmutterzelle nach.

Die Stadien, die der Embryosackmutterkern von Wikstroemia indica während seiner Prophasen in Wirklichkeit

1) a. a. O. S. 233.

durchläuft, werden durch unsere Figuren 36 b, 37 und 38 b, Taf. I des näheren illustriert. Die Fig. 37 hätte statt der somatischen Prophase die Synapsis zeigen müssen, falls eine Reduktionsteilung in Vorbereitung war. Auch die Fig. 38 b führt uns ein somatisches Bild vor und nicht, wie eine Pollenmutterzelle von entsprechendem Entwicklungszustand (Fig. 5, Taf. I), die Diakinese. Das einzige Merkmal, durch das die Prophasen des Embryosackmutterzellkerns sich von jenen angrenzender Nucellarkerne unterschieden, ist im Verhalten ihres Chromatins gegeben, das sich nicht auf einzelne Punkte sammelt, sondern in kleinen Körnchen durch das Gerüstwerk verteilt zeigt. Damit hängt auch die gleichmäßigere Ausgestaltung des ganzen Gerüstwerks und damit auch weiterhin die übereinstimmendere Sonderung der Chromosomen zusammen. Doch derartig sich verhaltende Kerne kommen auch in anderen Nucellarzellen vor (Fig. 17, Taf. I), besonders in den Schichtzellen, und nicht minder begegnet man Formen des Verhaltens, welche die vorhandenen Extreme verbinden.

Trotz der gleichförmiger durchgeführten Prophasen kommt es auch im Embryosackmutterkern der Wikstroemia indica nicht zu einer Sonderung der Chromosomen bis auf die theoretisch geforderte Zahl und auch nicht zu einer genau festgehaltenen Zahl der Elemente in der Kernplatte. Auch sind die Elemente dieser Kernplatte (Fig. 39 u. 40, Taf. I, Fig. 41 u. 42, Taf. II) zwar übereinstimmender in ihrer Gestalt und Größe als in benachbarten somatischen Zellen, doch nicht einander so gleich wie die Gemini typischer Reduktionskernplatten solcher Pflanzen, denen nicht verschieden große Chromosomen an sich zukommen.

In allen Fällen wird weiterhin die Embryosackmutterzelle in zwei Schwesterzellen zerlegt. Zum mindesten ist

mir kein sicherzustellender Fall vorgekommen, wo die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack sich entwickelt hätte. Eine feste Scheidewand wird zwischen den beiden Zellen nicht ausgebildet, sie erscheinen vielmehr nur durch einen hellen Zwischenraum voneinander getrennt (Fig. 43, 44, 45, Taf. II), so daß leicht bei geneigter Lage dieser Trennungsfläche die Vorstellung eines einzigen zweikernigen Protoplasten hervorgerufen werden kann. Dieser zweizellige Zustand der Anlage ist besonders oft anzutreffen, er harrt allem Anschein nach längere Zeit aus. Der Antrieb, sich nochmals zu teilen, ist in den beiden Tochterkernen des Embryosackmutterkerns nicht vorhanden. Sie auch verhalten sich somit nicht so, wie es die aus einer Reduktionsteilung hervorgegangenen Kerne zu tun pflegen. Ganz ausnahmsweise kommt es übrigens vor, daß der eine der beiden Kerne, oder auch beide ihre mit Zellteilung verbundene Teilung wiederholen, und daß alsdann, wie in Fig. 48, Taf. II, drei, oder wie in Fig. 49 vier durch gequollene Scheidewände getrennte Zellen aufeinander folgen. Das charakteristische Verhalten der Trennungsflächen läßt über den Ursprung solcher Zellreihen nicht in Zweifel. Die der Embryosackmutterzelle entstammenden beiden Zellen können auch nebeneinander zu liegen kommen, so wie in Fig. 46, doch bilden solche Fälle nur eine Ausnahme. In ihrer Größe pflegen die beiden Tochterzellen mit der Embryosackmutterzelle meist übereinzustimmen, doch kann die untere Zelle auch größer sein, ausnahmsweise, besonders bei schräger Orientierung, auch die obere. In ihrem Bau stimmen die Kerne dieser Zellen mit dem Mutterkern überein, doch sie weisen bereits wieder Chromatinkörner in annähernd regelmäßiger Verteilung auf, die meist aber noch verhältnismäßig klein sind (Fig. 46, 48).

Nunmehr beginnt die untere der beiden aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Zellen zu wachsen und verdrängt die obere (Fig. 50, Taf. II). Letztere zeigt alsbald Zeichen der Desorganisation (Fig. 51), die sich auf nächsthöher und auch seitlich angrenzende Zellen dann zu erstrecken beginnt. In Fig. 52, wo die beiden Schwesterzellen nebeneinander lagen, erscheint die eine von ihnen bereits gefördert, während die andere verdrängt wird. Die Fig. 53 führt uns den seltenen Fall einer Bevorzugung der oberen Schwesterzelle vor.

Die Embryosackanlage, denn das ist nunmehr die geförderte Zelle, beginnt ihre spezifischen Entwicklungsvorgänge erst, wenn sie eine bestimmte Größe erreicht hat, Die Fig. 54 b zeigt uns ihren Kern in Prophase. Während dieser Kern mehr an das Verhalten der Kerne gewöhnlicher Nucellarzellen erinnert, möchte man die in Fig. 55 dargestellte Prophase eher mit der eines Embryosackmutterkerns vergleichen. Die Teilungsprodukte dieses Kerns ziehen in gewohnter Weise nach den beiden Enden der Embryosackanlage hin. Nur von diesem zweiten Teilungsschritt nehme ich hier ein Bild auf (Fig. 56, Taf. II), weil es im Verhalten der Kerne einiges Interesse darbietet. Beide Kernpaare befinden sich nicht in völlig gleichem Entwicklungsstadium, wobei das untere sein Chromatin in größeren, gleichmäßig gestalteten Körnern an seinen Wandungen führt, während das obere es in unauffällig kleinen Körnern, auf seine bereits gesonderten Lininfäden verteilt zeigt. Also vermitteln auch diese Kerne wieder zwischen den Erscheinungen, die rein somatische Kerne und der Embryosackmutterkern darboten. Die Schilderung sei ergänzt durch die Figuren 57 und 58, Taf. II, die uns einen annähernd reifen und einen reifen Embryosack vorführen. In Fig. 57 liegen die beiden

Polkerne noch am Eiapparat und der Antipodengruppe, in Fig. 58 haften sie bereits aneinander, ohne jedoch verschmolzen zu sein.

Sehr häufig bekam ich in dem von mir untersuchten Material völlig sterile Samenanlagen zu sehen. Sie pflegten einen besonders kräftigen Nucellus aufzuweisen, doch ohne die Spur einer Embryosackanlage. Jede Schnittserie, die mit einer solchen Samenanlage ausgestattet war, stellte einen Verlust an Zeit und Mühe für uns dar. Nur soviel lernte ich aus derartigen Schnittserien, daß auch steril werdende Nucellen es bis zur Bildung der Embryosackmutterzelle, selten zu deren Teilung und noch seltener bis zu den ersten Stadien in der Embryosackanlage bringen. Die Beseitigung der Embryosackmutterzelle, bezw. der späteren Entwicklungsstadien, erfolgt nach dem Absterben und Schrumpfen der betreffenden Zellen durch deren Resorption.

Gelingt es, wie ja meist, den Embryosack zur Reife zu bringen, so ist dieser Zustand, wie schon Hans Winkler angibt[1]), lange vor dem Oeffnen der Blüte erreicht. Der größte Teil der Blüten geht hierauf noch zugrunde, ein Drittel etwa, nach Hans Winkler, setzt Frucht an.

Einen Pollenschlauch habe ich nie beobachten können. So unwahrscheinlich seine Existenz an sich war, so versäumte ich es dennoch nicht, nach ihm zu suchen.

Das Ei wird von einer feinen Zellhaut umhüllt und beginnt sich zu strecken, während die Synergiden ähnliche Desorganisationserscheinungen zeigen, wie sie in befruchteten Embryosäcken üblich sind (Fig. 59, Taf. II). Diese Zustände studierte ich sehr genau zu einer Zeit, wo ich über das wirkliche Verhalten dieser Pflanze nicht orientiert

---

1) a. a. O. S. 229, 230.

war und die Teilungsfigur in der Embryosackmutterzelle für eine Reduktionsspindel halten konnte. Ich erwog damals nämlich auch die Möglichkeit, daß ein Synergidenkern in das Ei überwandern und mit dem Eikern verschmelzen könne. Ich fand aber niemals zwei Kerne in dem noch einzelligen Ei vor.

Junge Embryonen werden durch die Figuren 60 und 61, Taf. III, vorgeführt. Einen Adventivkeim habe ich niemals zu sehen bekommen, und es ist mir fraglich, ob die Winklersche Fig. 31[1]) wirklich einen solchen vorstellt. Ich halte vielmehr, daß im oberen Embryosack in Einzahl entwickelte, von ihm dargestellte Gebilde für einen echten Keim aus einem Ei entstanden, das etwas tiefer als gewöhnlich inseriert war.

Ueberaus zahlreiche Teilungsstadien kamen mir innerhalb der jungen Embryonalanlagen zu Gesicht. Ihr Verhalten glich durchaus jenem in anderen somatischen Zellen und bot durchaus keine Anknüpfungspunkte zu der Vorstellung, daß es sich um Kernteilungen mit reduzierter Chromosomenzahl handle. Ich beschränke mich darauf, in Fig. 62a und b einige wenige, zwei verschiedenen Keimen entnommenen Teilungsbilder wiederzugeben.

Die Verschmelzung der beiden Polkerne zum Endospermkern erfolgt, wie Hans Winkler schon angibt[2]), sehr spät, sie war beispielsweise in dem Embryosack noch nicht perfekt, den ich in Fig. 59, Taf. II, abbildete, und der schon desorganisierte Synergiden zeigt. Wikstroemia indica folgt somit in diesem Verhalten der anderen Thymeläacee, deren Embryosack ich vor Jahren untersucht hatte[3]), der

1) a. a. O. Taf. XXIII.

2) a. a. O. S. 229.

3) Die Endospermbildung bei Daphne, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1884, S. 114, und zu Santalum und Daphne, daselbst 1885, S. 111.

Daphne Blagayana, während ich damals bei Daphne Laureola den Vorgang sich rascher vollziehen sah. Die Vermehrung der Endospermkerne schreitet hierauf schneller als die Zellteilungen in der Keimanlage fort.

Um vollen Einblick in die Vorgänge bei der Embryosackanlage der Wikstroemia indica zu gewinnen, war der Vergleich mit anderen Thymeläaceen nötig. Erfreulicherweise fehlen solche nicht in unserer Flora und in unseren Gewächshäusern, so daß die Beschaffung des Materials nicht schwer fiel.

Zuerst seien die Vorgänge in den Pollenmutterzellen von Daphne Mezereum geschildert. Ich weise sofort auf den interessanten Zustand der Diakinese hin, den ich in Fig. 69, Taf. III abgebildet habe. Er erinnerte mich an Bilder, wie ich sie früher bei Galtonia candicans geschaut hatte[1]), und machte auf mich neuen Eindruck durch die weitgehende Trennung, welche die zusammengehörenden Chromosomen der Gemini erfahren. Das Bild zeigt sie in der Tat meist nur an ihren Enden einseitig verbunden. Die sämtlichen Paare sind in die Figur eingetragen, die tiefer gelegenen heller gehalten. Sie haften der Kernwandung an. Die Zahl der Paare ist unschwer auf 9 zu bestimmen. Die Längsansicht der Reduktionsspindel präsentiert sich hierauf wie unsere Fig. 70, die Polansicht der Kernplatte wie Fig. 71. Das klare übersichtliche Bild erfreut den, der sich zuvor mit den komplizierten Verhältnissen der Wikstroemia indica abzumühen hatte. In den

1) Ueber Reduktionsteilung, Sitzber. d. Berl. Akad. d. Wiss., Phys.-math. Klasse, Bd. XVIII, S. 594, Fig. 4. Vergl. auch Kiichi Miyake, Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, Taf. III, Fig. 29—32.

Tochterkernen, die rasch ihre Teilung vollziehen, bleiben neun chromatinreiche Stellen unterscheidbar (Fig. 72). Aus jeder sondern sich dann die schon vorgebildeten Schwesterchromosomen heraus, welche vereint in die homöotypische Kernplatte eintreten sollen. Diese erinnert in ihrem Aussehen hier sehr an die vorherige Reduktionsplatte, bei entsprechend geringerer Größe der Elemente (Fig. 73).

Daphne alpina weist genau dieselben Bilder in ihren Pollenmutterzellen auf. Ganz entsprechend verhält sich auch die einem anderen Formenkreis der Thymeläoideen als die Gattung Daphne gehörende Gnidia carinata Thbg. Die reduzierte Chromosomenzahl 9 dürfte somit auch sonst noch bei den Thymeläaceen zu erwarten sein. Jedenfalls ist also Wikstroemia indica unter den Thymeläoideen durch ihre hohe Chromosomenzahl (26 im reduzierten Zustande) ausgezeichnet, ähnlich wie die mit apogamen Arten ausgestattete Gattung Alchimilla unter den Rosaceen, und wie auch die apogamen Compositen im Verhältnis zu den normalgeschlechtlichen, chromosomenreich erscheinen. Im besonderen sei auch noch erinnert an die doppelte Chromosomenzahl der apogamen Eualchimillen im Verhältnis zu den normalgeschlechtlichen Alchimillen der Sektion Aphanes und auch daran, daß die apogame Antennaria alpina über doppelt so viel Chromosomen in ihren Kernen wie die normalgeschlechtliche Antennaria dioica verfügt[1]). — Mit Wikstroemia indica sei auf einen neuen Fall in derselben Reihe von Erscheinungen hingewiesen, im übrigen auch nur als Material, das später theoretische Verwertung finden könnte.

---

1) Die Literatur zu diesen Angaben vergl. in meinem Aufsatz über die Apogamie der Eualchimillen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 93. 122. 146. 159 u. a. m.

Daß die beiden normalgeschlechtlichen Daphnearten und die sich ebenso verhaltende Gnidia ihren Pollen vollwertig ausgestalten, brauchte wohl kaum erst hervorgehoben zu werden.

Die somatischen Kerne der Blütenanlagen der beiden Daphnearten und der Gnidia machten denselben Eindruck wie jene von Wikstroemia indica, nur erscheinen die Chromatinansammlungen an den Kernwandungen nicht sowohl in Körnergestalt als in Bandform. Ihre Zahl blieb im allgemeinen hinter der für die Chromosomen theoretisch zu fordernden zurück. Doch bei der Sonderung der Chromosomen in den Prophasen fand sich ihre zu erwartende Zahl meist ein. In der Polansicht von Kernplatten (Fig. 65 und 66, Taf. III) sowie entsprechend orientierten Anaphasen ließ sich die Zahl 18 mehr oder weniger sicher herausrechnen. Auch Seitenansichten von Kernspindeln (Fig. 63, 64) und Anaphasen (Fig. 67) stimmten meist gut zu dieser Zahl, nicht minder die Kerne der Tapetenzellen im Antherenfach (Fig. 80), die hier zu weniger reichlicher Vermehrung und Verschmelzung wie bei Wikstroemia indica neigten. Das letzte Bild rührt von Gnidia her, während die vorhergehenden dem Nucellus, den Integumenten und der Fruchtknotenwandung von Daphne Mezereum entstammen. Sehr auffällig trat mir einige Male in den Nucellarzellen bei fortgeschrittener Prophase die Anordnung der Chromosomen zu Paaren entgegen. Bestimmt waren es 9 Paare, die der in Fig. 79 abgebildete Kern führte. Hält man es auf Grund des übereinstimmenden Verhaltens von Daphne Mezereum, Daphne alpina und Gnidia carinata für zulässig, bereits sich vorzustellen, daß eine niedrigere Chromosomenzahl, als die Wikstroemia indica zukommende, für die ursprünglichere bei Thymeläaceen anzusehen, sie



so könnte man weiter erwägen, ob die Verschmelzungsneigungen der Chromosomen in den somatischen Kernen dieser Wikstroemia nicht auf atavistischen Einflüssen beruhen.

Für die Entwicklungsvorgänge in der Samenanlage diene als Beispiel Daphne alpina. Die ihr entnommene Fig. 74 a, Taf. III, deckt sich annähernd mit der Fig. 34 a, Taf. I, von Wikstroemia. Schichtzelle und Embryosackmutterzelle sind bereits gegeneinander abgegrenzt, die primäre Schichtzelle auch schon einmal periklin geteilt. Die Embryosackmutterzelle macht sich durch ihre bedeutendere Größe schon kenntlich und zeigt das, was uns bei Wikstroemia kein einziges Mal zu sehen gelang, nämlich ihren Zellkern in Synapsis. Diesem Stadium begegnet man hier auf entsprechenden Entwicklungszuständen der Samenanlagen fortdauernd, und nicht minder auch bei Daphne Mezereum und Gnidia carinata. So kann das als neuer Beweis, wenn ein solcher noch erforderlich wäre, dafür gelten, daß bei Wikstroemia indica dieses Stadium im Embryosackmutterkern überhaupt sich nicht einstellt. Das Synapsisstadium dehnt sich bei Daphne und Gnidia über eine geraume Zeit aus. Dann stellt sich die Reduktionsspindel ein, die völlig mit jener in den Pollenmutterzellen übereinstimmt, und aus deren Teilung das Bild hervorgeht, das ich wegen seines charakteristischen Aussehens hier, und zwar für Gnidia (Fig. 82 a und b, Taf. III) folgen lasse. Zum Vergleich füge ich die Anaphase einer somatischen Zelle hinzu, die zum inneren Integument derselben Samenanlage gehörte. Bei Daphne wie bei Gnidia teilen sich die beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle sofort wieder, so wie in den Figg. 75, 76 und 77, Taf. III, zu sehen. Die beiden Gattungen führen also eine typische Vierteilung

ihrer Embryosackmutterzelle aus, wobei die Anordnung der vier Enkelzellen vielfach an eine Tetrade erinnert. In dem Fall der Figuren 75 und 77 hatte sich die untere Tochterzelle in zwei übereinander liegende, die obere, etwas schräg, in zwei nebeneinander liegende Enkelzellen zerlegt. In dem Fall der Fig. 76 war es die untere Tochterzelle, welche die schräge Teilung ausführt. Die unterste Zelle zeigt sich sofort oder gleich nach ihrer Entstehung gefördert, und verdrängt daraufhin die anderen drei Makrosporenanlagen. Es kommt aber auch ausnahmsweise vor, daß eine der oberen Makrosporen zur Herrschaft gelangt. In Fig. 78, Taf. III, ist ein etwas weiter fortgeschrittener Zustand dargestellt, der die untere Makrospore zwar noch einkernig, doch schon wesentlich vergrößert, die andern drei Makrosporen abgestorben und geschrumpft, wenn auch noch nicht völlig resorbiert zeigt.

Wir sahen, daß bei Wikstroemia indica nur zwei Zellen aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen, von denen die eine verdrängt wird. Stellen wir uns auf den Standpunkt, daß die drei von uns untersuchten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen in dem Verhalten ihrer Embryosackmutterzelle den Typus der Familie verkörpern, so würde der Embryosackmutterzelle von Wikstroemia indica nur eine von den beiden ihr zukommenden Teilungen verblieben sein. An dieser einen Teilung hält Wikstroemia noch fest. Doch kann man sich vorstellen, daß auch sie hätte wegfallen und aus der Embryosackmutterzelle direkt der Embryosack hervorgehen können. Daß der zweite Teilungsschritt unterbleibt, ist leicht aus der Ausschaltung der Reduktionsteilung zu begreifen, die ja sonst schon die Bedingungen für das Nachfolgen einer homöotypischen Teilung schafft. Warum der erste Teilungsschritt der Embryosackmutter-

zelle trotz der diploiden Ausstattung ihres Kernes vollzogen wird, leuchtet weniger ein. Man könnte von der Vorstellung ausgehen, daß dies aus erblich fixierten Ursachen hier noch geschehe. Und in der Tat läßt sich für diese Auffassung geltend machen, daß ein Teil apogamer Compositen[1]) ebenfalls von der Vierteilung der Embryosackmutterzelle, die normalgeschlechtlichen Vertretern der Familie zukommt, noch die Zweiteilung zurückbehielt, so Taraxacum und bestimmte Hieraciumarten, während Antennaria dioica[2]) es bereits so weit gebracht hat, aus ihrer Embryosackmutterzelle direkt den Embryosack zu bilden. — Recht interessant benimmt sich die ganz neuerdings von K. Shibata und K. Miyake studierte Saururacee Houttuynia cordata Thunb.[3]), deren Pollenmutterzellen sich so wie die Embryosackmutterzellen von Wikstroemia und der zuvor genannten Compositen verhalten. Der Reduktionsvorgang wird ausgeschaltet, und die Pollenmutterzelle begnügt sich mit nur einem Teilungsschritt. Unter Umständen folgen noch amitotische Teilungen der Tochterkerne. Das Ergebnis sind in beiden Fällen mißgebildete Zellen. Die Teilung der Embryosackmutterzelle vollzieht sich auch ohne Reduktion, liefert aber entwicklungsfähige Produkte. Die untere der beiden Zellen wiederholt die Teilung, worauf die unterste

1) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen, Kongl. Svenska Vetenskaps-Akadamiens Handlingar, Bd. XXXIX, No. 4, 1905, p. 8, und C. Rosenberg, Ueber die Embryobildung in der Gattung Hieracium, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1906, S. 159, sowie Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium Botanisk Tidskrift, Bd. XXVIII, 1907, p. 156, 164.

2) H. O. Juel, Vergl. Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria, Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XXXIII, No. 5, 1900, p. 35.

3) Ueber Parthenogenesis bei Houttuynia cordata, The Botanical Magazine, Tokyo, Vol. XXII, No. 261, 1908, p. 141.

Zelle in die gewohnte, doch diploide Embryosackbildung eintritt. Ausnahmsweise stellt sich noch die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle ein, die somit im ganzen genommen bei dieser Pflanze sich von dem normalen Zustand weniger weit als die Pollenmutterzellen entfernt hat.

Wie wir zuvor gesehen haben, weist der Embryosackmutterzellkern von Wikstroemia indica in den Prophasen seiner Teilung keine Erscheinung mehr auf, aus der sich auf das Fortbestehen heterotypischer Tendenzen in ihm schließen ließe. Auch von der Kernspindel, die er bildet, haben wir erkannt, daß sie nur äußerlich einer Reduktionsspindel gleicht, und daß es wohl Raum- und Ernährungsverhältnisse in der Embryosackmutterzelle seien, die diese Aehnlichkeit in der äußeren Ausgestaltung fördern. Die Wikstroemia indica von Buitenzorg ist also rein apogam in der Anlage ihres Gametophyten geworden, weit reiner als die apogamen Eualchimillen, Antennaria alpina oder Taraxacum, deren Embryosackmutterzellkern zunächst den heterotypischen Weg in seinen Prophasen einschlägt, um dann erst in die typische Teilungsbahn einzulenken, reiner auch als die Makrosporenmutterzellkerne der apogamen Marsilien, die ebenfalls zur Synapsis vorgehen [1]). Bis zur Synapsis, ja über diese hinaus auf dem Wege der Reduktionsteilung schreitet auch der Embryosackmutterkern der von K. Shibata und K. Miyake [2]) studierten apogamen Saururacee Houttuynia cordata. Ebenso benimmt sich bei dieser Pflanze der Pollenmutterzellkern. In der Dia-

1) Vergl. die Literatur in meinem Aufsatz über Eualchimillen in den Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XLI, S. 107, 115, und in der Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. XCVIII, S. 152, außerdem die zuvor zitierten Arbeiten.

2) a. a. O. S. 142.

kinese trennen sich die Chromosomen, statt in den Gemini vereinigt zu bleiben, und treten so in die Kernplatte ein, um wie bei typischer Kernteilung ihre Längshälften den Tochterkernen zu überliefern. Es ist das fast genau das Verhalten, wie ich es für die Sporenmutterzellen der apogamen Marsilia Drummondii geschildert habe[1]).

Trotz der ihm zugewiesenen diploiden Kerne hält der weibliche Gametophyt der Buitenzorger Wikstroemia indica die ihm zukommende Entwicklung ein. Er unterscheidet sich darin nicht von anderen apogamen Archegoniaten und produziert wie sie diploide Eier.

Im Laufe der Zeit gesammelte Erfahrungen bestimmten mich, den Schwerpunkt meiner Auffassung vom geschlechtlichen Vorgang in die Vereinigung der elterlichen Chromosomen im Befruchtungsprodukt zu verlegen. Daher ich das Kriterium für echte Parthenogenesis in der Weiterentwicklung eines Geschlechtsproduktes erblickte, das mit der ihm normal zukommenden haploiden Chromosomenzahl anhebt. Wenn ein diploides Ei einen Keim bildet, so bezeichnete ich dessen Entwicklung als apogam, das Ei selbst als apogames Ei. Dabei hatte ich mit dem Einwande zu rechnen, daß dieses diploide Ei trotz seiner diploiden Chromosomenzahl entwicklungsgeschichtlich als Ei zu gelten habe, und da es sich ohne Befruchtung weiter entwickle, dies eben auf parthenogenetischem Wege geschehe. Eine solche Auffassung wurde von Augustin de Candolle[2]) und dann im besonderen von Hans Winkler[3]) vertreten. Für mich

---

1) Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. XCVIII, 1907, S. 152 ff.

2) La parthénogenèse chez les plantes d'après les travaux récents, Arch. des Sc. phys. et nat., 1905, 4e Sér., T. XIX, p. 259.

3) In der Wikstroemia-Arbeit und neuerdings im Progressus rei botanicae, Bd. II, Heft 3: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich.

war der Umstand, daß ich ein diploides Ei nur einem befruchteten Ei gleichzustellen vermag, ein Grund, um auf meinem Standpunkt zu verharren. Ein solches diploides Ei ist in Wirklichkeit noch befruchtet, und zwar in dem Sinne, daß der Zustand, den die Befruchtung in seiner Mutterpflanze schuf, in ihm noch fortdauert, da er nicht durch den Vorgang der Reduktionsteilung, gewissermaßen durch Entfruchtung, aufgehoben wurde. Ein solches diploides Ei führt von jeder Chromosomenart je ein Paar, wie ein befruchtetes Ei, nur sind es nicht je ein väterliches und ein mütterliches, sondern je ein großväterliches und ein großmütterliches Chromosom, welche die Paare bilden. Da es schon bei seiner Anlage mit einer doppelten Chromosomenzahl versehen ist, so tritt es, soweit es um diese Zahl sich handelt, in die Weiterentwicklung nicht anders ein, als die Zellen für eine diploide Knospenanlage oder für einen diploiden Adventivkeim. Die Ausbildung dieser Anlagen wird man aber kaum geneigt sein mit Parthenogenese zu vergleichen, trotzdem sie auch kein eigener Befruchtungsvorgang einleitet.

Doch ich gebe zu, daß man sich auch von entgegengesetzten Erwägungen leiten lassen kann und es für entscheidend bei der zu wählenden Bezeichnung hält, daß ein entwicklungsgeschichtlich als Ei anzusehendes Gebilde sich eben ohne Befruchtungsakt zum Keim entwickelt. Es mag eine solche Bezeichnung unter Umständen sogar näher liegen, so in den Fällen, wo die Frage nach der Chromosomenzahl des Eies noch unentschieden ist. In der im Münchener botanischen Institut ausgeführten Arbeit über die Samenentwicklung einiger Urticifloren gibt bei solcher Sachlage Jakob Modilewski „Parthenogenesis“ für ver-

schiedene dieser Pflanzen an[1]). Daß die betreffenden Pflanzen ohne Befruchtung aus den Eiern Keime bilden, also in dieser Beziehung „parthenogenetisch“ sind, stellt die Arbeit fest, während sie die Entscheidung über die Chromosomenzahl offen läßt.

Die Neigung, den Begriff „Parthenogenesis“ anders als ich zu fassen, macht sich auch in der vorläufigen Mitteilung über „Parthenogenesis bei der Saururacee Houttuynia cordata“ von K. Shibata[2]) und K. Miyake geltend, und zwar ungeachtet dessen, daß es sich bei dieser Pflanze um Keimbildung aus diploiden Eiern handelt.

Sollte es sich da zum mindesten nicht empfehlen, zwischen echter Parthenogenesis aus haploiden und unechter aus diploiden Eiern zu unterscheiden?

Meine Abgrenzung der apogamen Entwicklungsvorgänge gegen die echte Parthenogenesis auf Grund des haploiden oder diploiden Wesens der Eier ließ sich auf chromosomatischer Grundlage scharf durchführen und gestattete es auch, der Eiapogamie ihre Stellung unter anderen apogamen Vorgängen anzuweisen[3]). Aus diesem Grunde halte ich immer noch an meiner Bezeichnungsweise fest, ohne der anderen ihre Berechtigung abzusprechen. Der Fortschritt unserer Erkenntnis auf dem in Frage stehenden Gebiete dürfte zunächst in der Mehrung des Tatsachenmaterials liegen, das noch keinesfalls erschöpft ist.

Es wird nicht ohne Interesse sein, auch die medianen Längsansichten der Fruchtknoten von Wikstroemia, Daphne

---

1) Flora, Bd. XCVIII, 1908, S. 423.

2) The Botanical Magazine, Tokyo, Vol. XXII, No. 291, 1908, p. 141.

3) Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. XCVII, 1907, S. 163 ff.

und Gnidia miteinander zu vergleichen. Alle 3 Figuren sind bei derselben und zwar 32-fachen Vergrößerung gezeichnet. Der sehr enge Griffelkanal bei Wikstroemia (Fig. 83, Taf. III) biegt in der Medianebene etwas nach innen ein, um auf die Mikropyle der Samenanlage zu treffen. Von seiner Mündungsstelle wachsen sich schlauchförmig streckende, auch Querwände aufweisende Zellen aus, um vereint einen trichterförmigen Obturator zu bilden, der, wie Hans Winkler des näheren schon angibt[1]), in die Mikropyle der Samenanlage bis zum Nucellarscheitel vordringt, einzelne Schläuche auch zwischen Nucellus und inneres Integument, sowie zwischen die beiden Integumente entsendet, mit solchen selbst den Scheitel der Samenanlage von außen umfaßt. Hans Winkler meint, es könne sich hierbei um eine Verschlußvorrichtung handeln, die in Beziehung zur Parthenogenese stehe, und er weist darauf hin, daß „Parthenogenesis und Mikropylenverschluß“ „relativ häufig miteinander verknüpft erscheinen“. Doch hebt er zugleich hervor, daß ein Obturator auch anderen Thymeläaceen, wie Phalaria und Daphne, zukommt, seine Wucherung dort aber nicht so weitgehend sei. Der Bau des Obturators von Wikstroemia scheint mir bei alledem ein solcher nicht zu sein, daß er das Eindringen der Pollenschläuche in die Samenanlage verhindern könnte. Innerhalb der Seitenwände seiner getrennten, nach der Mikropyle hin konvergierenden Zellen würden vielmehr die an den Griffelkanalwänden hinabwachsenden Pollenschläuche sehr geeignete Leitungsbahnen finden, um ihr Ziel zu erreichen. Sicherlich erfüllen die sehr ähnlich gebauten Obturatoren von

1) a. a. O. S. 227 und auch in der Vorläufigen Mitteilung über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica in den Berichten der Deutschen bot. Gesellsch., 1904, S. 575. 576.

Daphne Mezereum, Daphne alpina und Gnidia carinata diese Aufgabe. Sie stellen eine, wenn nicht allgemeine, so jedenfalls sehr verbreitete Einrichtung solcher Art bei den Thymelläaceen vor. Bei Daphne Mezereum (Fig. 84, Taf. III) setzt die Mikropyle den ganz geraden mittelständigen Griffelkanal in gleicher Richtung fort. Der Obturator dringt in ähnlicher Weise wie bei Wikstroemia in die Mikropyle ein, wobei seine schlauchförmigen Zellen ebenfalls dorthin konvergieren. Nicht anders ist es bei Daphne alpina. Gnidia carinata (Fig. 85, Taf. III) trägt ihren Griffel seitlich, nach außen in der Mediane verschoben. Die Mikropyle der empfängnisreifen Samenanlage ist weit gestreckter als bei Wikstroemia und bei Daphne. An seinem oberen Ende krümmt sich das längere äußere Integument scharf der Mündungsstelle des Griffelkanals zu, und die Mikropyle nimmt dort wiederum die gestreckten Zellen des Obturators auf.

In die Figuren der eben geschilderten Längsschnitte wurde auch der untere Teil des röhrenförmigen Receptaculums der Blüte aufgenommen. Es geschah das, um an dessen Grunde die „squamulae hypogynae“ eintragen zu können, die eine wechselnde Deutung erfuhren. Es unterliegt keinem Zweifel, daß E. Gilgs Auffassung[1]) die richtige ist, und daß man in diesen Gebilden nichts anderes als „Receptacularеffigurationen“ erblicken darf. In den Blüten der Buitenzorger Wikstroemia indica, soweit mir solche zur Verfügung standen, waren meist zwei lanzettliche, mehr oder weniger median inserierte Schüppchen zu finden, die dem Grunde des Blütenbodens zwischen Fruchtknoten und Receptaculumröhre entsprangen. Der mediane Längsschnitt

1) Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der Thymelaeales etc., in Englers Botanischen Jahrbüchern, Bd. XVIII, 1904, S. 502 ff.

Fig. 83, Taf. III, hatte nur ein solches Schüppchen getroffen. An seinem oberen Ende zeigte dieses Schüppchen eine schwache Anschwellung, wie den Anlauf zu einer Drüsenbildung, die aber anderen Schüppchen fehlte. Sie dürften allem Anschein nach funktionslos sein. Anders bei den beiden von mir untersuchten Daphne-Arten und der Gnidia carinata unseres Gartens, wo die Receptacularwucherung einen ausgeprägt drüsigen Bau zeigte und der Nektarabsonderung augenscheinlich diente. Bei der mir vorliegenden Daphne alpina erhob sich ein gleichmäßiger Ring von geringer Höhe aus dem Blütenboden; bei Daphne Mezereum (Fig. 84, Taf. III) war dieser Ring an seinem oberen Rande gelappt. Auch bei unserer Gnidia carinata fand sich ein drüsiger Ring vor, doch war seine Insertion auf die Receptacularröhre ein wenig hinaufgerückt, und er entsprang ihr als schmaler, abwärts gewandter Saum (Fig. 85, Taf. III). Da E. Gilg[1]) die Frage aufwirft, ob solche Effigurationen bei den Thymeläalen konstante Gebilde der Species sind, so habe ich auch den Ursprung der von mir untersuchten Exemplare angegeben.

Die im botanischen Garten zu Buitenzorg in einigen Exemplaren kultivierten apogamen Wikstroemia-Sträucher, die Hans Winkler und mir das Material zu unseren Untersuchungen lieferten, stellen augenscheinlich nur eine der Formen dar, die unter der Bezeichnung Wikstroemia indica (L) C. A. Mey. zusammengefaßt wurden. Diese Ueberzeugung drängte sich mir schon vor Jahresfrist auf, als ich die Wikströmien des indischen Herbars von Dietrich Brandis und auch eine Anzahl Exemplare

1) a. a. O. S. 503.

dieser Gattung aus dem Berliner Herbar zu sehen bekam. Ich äußerte mich in diesem Sinne brieflich an Prof. E. Gilg und erhielt von ihm die Antwort, ich hätte recht, Wikstroemia indica sei eine richtige „Sammelart". In ähnlichem Sinne hatte sich E. Gilg gegenüber Hans Winkler geäußert, wie aus dessen letzter Veröffentlichung hervorgeht[1]).

Somit ist Wikstroemia als weiteres Glied in die Reihe jener Beispiele getreten, wo Polymorphismus mit Apogamie zusammenfallen.

Es könnte eine ähnliche interessante Aufgabe wie bei den Eualchimillen werden, sich mit dem Formenkreis der „Wikstroemia indica" zu befassen. Das Material hiervon dürfte freilich nicht leicht zu beschaffen sein. Um mich inzwischen über die etwaigen Aussichten einer solchen Untersuchung zu orientieren, erbat ich mir das Berliner Herbarmaterial, das mir auch gütigst zur Verfügung gestellt wurde. Ich musterte, soweit tunlich, die vorhandenen Exemplare auf die Ausbildung ihres Pollens durch und suchte festzustellen, ob deren Narben mit Pollen belegt seien. Die Untersuchung wurde in 5-proz. Chloralhydratlösung durchgeführt, nach deren etwa 48-stündiger Einwirkung.

Unter jenen Exemplaren des Berliner Herbars, die, weil „durch Uebergänge miteinander verbunden", dieselbe Bestimmung als Wikstroemia indica führen[2]), im Extrem aber nicht wenig differieren, fand ich bei mehr als zwei Drittel anscheinend gut entwickelten Pollen vor. Die in

---

1) Progressus rei botanicae, 1908, p. 147.

2) Wie das Prof. E. Gilg in einem Briefe vom 15. Februar 1908 motiviert.

Betracht kommenden Pflanzen stammten von Sydney, Celebes, Neu-Guinea und anderen Südsee-Inseln, Australien, China. Ausgeprägt schlechten Pollen hatten mit „Java" bezeichnete Exemplare der O. Warburgschen Reise, sowie von den Bonin-Inseln südlich von Japan. Nicht uninteressant schien es mir, daß unter den Individuen mit schlechtem Pollen auch die mit Wikstroemia indica bezeichneten des Brandisschen Herbars figurierten. Sie waren von Dietrich Brandis in dem „Serampore Garden", also Srirampur in Bengalen, nördlich von Calcutta gesammelt worden, und da der Hortulanus Wigman an Hans Winkler die Mitteilung machte, daß die Buitenzorger Exemplare vermutlich aus dem botanischen Garten zu Calcutta stammen, so könnten wohl die Buitenzorger und die Brandisschen Pflanzen auf dieselbe Quelle zurückgehen. Bei der großen Mehrzahl der Exemplare von Wikstroemia indica, die gut aussehenden Pollen führten, war auch Pollen auf der Narbe zu finden, bei den Exemplaren von Celebes, Neu-Guinea, der Torres-Straße (Hawkesbury), den Viti-Inseln besonders viel. In den beiden letzten Fällen ließ sich auch bestimmt Pollenschlauchbildung nachweisen. Es ist somit anzunehmen, daß das Studium der Sammelart Wikstroemia indica eine Stufenreihe von Formen von normalgeschlechtlichen bis zu apogamen ergeben würde. Andere Wikstroemia-Arten des Berliner Herbars, soweit sie in dem erwünschten Entwicklungszustand vorlagen, schienen alle normalgeschlechtlich zu sein, ebenso auch von Dietrich Brandis gesammelte Arten.

Reduktionsteilung.

Die Publikationen der letzten [1]) Zeiten lehren zur Genüge, daß eine allgemein angenommene Deutung der Prophasen der Reduktionsteilung noch aussteht. Statt sich auszugleichen, haben die Gegensätze in letzter Zeit sich nur verschärft. Der von Zoohistologen unternommene Versuch, durch gegenseitigen Austausch von Präparaten zu einer Verständigung zu gelangen, führte nicht zum Ziele [2]). Im Anblick desselben Präparates verblieb jeder bei seiner, von jener des Anderen abweichenden Meinung. Diese letzte Erfahrung lehrt wohl am besten, daß über einzelne Zustände der Reduktionsphasen ein eindeutiges Urteil oft nicht zu fällen ist, ein Urteil, das für jeden die gleiche überzeugende Kraft hätte. Solange dieser Zustand aber fortdauert, werden im Einzelfall theoretische Erwägungen über den Standpunkt des Beobachters entscheiden.

Ich selbst sah mich vor kurzem veranlaßt, in einem Aufsatz, der in dem „Darwin Memorial Volume of Essays" Aufnahme finden soll, Stellung zu dem berührten Problem zu nehmen [3]). Ich tat es entsprechend den Ergebnissen, zu denen mich meine eigene Forschung führte, und den theoretischen Erwägungen, die mir maßgebend erscheinen.

Angesichts der aus der Beobachtung sich ergebenden

---

1) Von der Aufzählung der Literatur muß ich an dieser Stelle absehen, sowie davon, im einzelnen Kritik an ihr zu üben, das würde über die Aufgabe, die ich mir stelle, hinausgehen.

2) A. und K. E. Schreiner, V. Die Reifung der Geschlechtszellen von Zoogonus mirus Lss., Videnskabs-Selskabets Skrifter, I. Math., naturw. Klasse, 1908, No. 8.

3) Vor kurzem auch in Chromosomenzahlen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 561 ff.

Gegensätze fallen diese theoretischen Erwägungen für mich schwer ins Gewicht.

Vor allem ist es kontrovers, ob eine parallele Konjugation von Chromosomen während der Prophasen der Reduktionsteilung sich vollziehe oder nicht. Die einen, und zu diesen gehöre auch ich, nehmen sie an, andere folgern aus den nämlichen Bildern nur auf eine frühzeitige Längsspaltung der Chromosomen. Läßt man die parallele Konjugation der Chromosomen gelten, so ist durch sie ohne weiteres erklärt, warum die Zahl der Elemente, die man in der Diakinese und der Kernplatte zählt, nur die Hälfte jener beträgt, welche die diploiden somatischen Kerne aufweisen. Eine Längsspaltung der Chromosomen verändert nicht ihre Zahl, so daß Hilfshypothesen nötig werden, um deren Herabsetzung auf die Hälfte zu erklären. Warum es auch gerade auf die Hälfte geschieht, ist schwer einzusehen, bei einer Paarung der Chromosomen ist es hingegen dieses Vorganges unmittelbare Folge.

Die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte würde sich auch aus der Vereinigung von Schleifenschenkeln erklären, wobei jede Schleife aus zwei Chromosomen zu bestehen hätte. Dieser Vorgang soll in verhältnismäßig später Prophase der Reduktionsteilung sich vollziehen. I. Bretland Farmer und Mottier, sowie deren Schüler treten für ihn ein. Er hat fast ausschließlich nur botanische Anhänger. Da ich für die paarweise Vereinigung der Chromosomen in der frühen Prophase eintrete, so kann ich nicht gleichzeitig diese spätere Paarung akzeptieren.

Sehr bestärkt in der Auffassung, zu der meine eignen Studien mich schließlich führten, hat mich die Entdeckung der paarweisen Anordnung der Chromosomen in den diploiden Kernen der pflanzlichen Sporophyten. Ich

zweifle nicht im geringsten daran, daß es sich um eine allgemeine Erscheinung in diploiden Kernen dabei handelt, wenn sie auch nicht immer auffällig ist. Besonders deutlich pflegt sie in diploiden Kernen mit ungleich großen Chromosomen sich zu äußern, kann aber auch dort unkenntlich werden, falls die Chromosomen für die Mitose sich nur unvollkommen trennen. Uebrigens hat selbst in einem Falle, der als solcher der letzteren Art galt, in den Gewebekernen von Funkia ovata und Funkia Sieboldiana, M. G. Sykes eine Anzahl aus gleich großen Chromosomen gebildeter Paare während der somatischen Mitosen nachweisen können [1]).

Wenn ich beispielsweise sehe, daß die diploid-somatischen Kerne von Galtonia candicans 16 Chromosomen in 8 Paaren für jede Mitose sondern, daß es unter diesen Chromosomen 4 weit kleinere, die zwei Paare bilden, gibt, und wenn ich dann in der Diakinese der Reduktionsteilung bei derselben Pflanze 6 größere und 2 kleinere Gemini, die als solche dann auch in die Kernplatte eingeordnet sind, wiederfinde, so habe ich doch allen Grund, anzunehmen, daß in diesen Reduktionsbildern die Chromosomen der diploid-somatischen Mitose zu Gemini gepaart wiederkehren. Solche Tatsachen, wie ich sie hier anführe, sollten doch, wie ich meine, mehr Beachtung finden. So wie ich sie erkläre, erklären sie sich eigentlich von selbst. Will man hingegen annehmen, daß es sich in den Gemini der Reduktionsteilung von Galtonia um die Produkte einer Längsspaltung handelt, so muß man zugleich eine Ursache dafür auffinden, warum es nicht doppelt so viel Gemini gibt. Die Polansicht einer diploid-somatischen Kernplatte

1) Note on the number of the somatic chromosomes in Funkia, Archiv für Zellforschung, Bd. I, 1908, S. 526.

zeigt die 4 kleinen Chromosomen in der Mitte, die 12 größeren im Umkreis um sie gereiht[1]). Eine ähnliche Ansicht der Reduktionsplatte derselben Pflanze läßt nur 2 entsprechend kleine Gemini in der Mitte und 6 größere im Umkreis schauen[2]). Von irgendwelcher Beseitigung von Chromosomen, bezw. von ungeformter Kernsubstanz aus dem Kern der Pollenmutterzelle ist weder bei Galtonia noch bei sonst welcher Pflanze etwas zu erblicken. Wie sollte auch eine Beseitigung sich vollziehen, die zu solchem Ergebnis führen könnte. Wir sehen in dem diploid-somatischen Kern von Galtonia die einander entsprechenden Chromosomen sich in Paaren aus dem Kerngerüst sondern. So müßte in dem Reduktionskern aus jedem Paare je ein Chromosom entfernt werden. Die Prophasen der Reduktionsteilung liefern für solche Vorstellungen keine Anknüpfungspunkte, sie müßten jedem, der diese Zustände im Pflanzenreich kennt, zum mindesten als eine willkürliche Annahme erscheinen.

Ueber einen neuen, äußerst lehrreichen Fall der Anordnung gleich großer Chromosomen diploider somatischer Kerne zu Paaren wird bald durch Clemens Müller am hiesigen Institut berichtet werden. Er bezieht sich auf Yucca-Arten und ist so klar, daß die Bilder zur unmittelbaren photographischen Wiedergabe als Beweismaterial sich eignen.

Auf noch eine Erscheinung aus dem Gebiete meiner Erfahrungen sei hingewiesen, die es meiner Ueberzeugung nach zum mindesten fordert, daß man die Gemini der

---

1) Mein Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, Taf. I, Fig. 14. 22.

2) Kiichi Miyake, Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotylen, daselbst, Taf. III, Fig. 38—40.

Reduktionsteilung als von zwei ganzen Chromosomen gebildet deute. Diese Erscheinung habe ich bisher noch nicht theoretisch nach Gebühr verwertet; sie betrifft das Verhalten der Gemini in jenen abnormen Fällen, wo ein Reduktionsteilungsvorgang auf halbem Wege in die typische Kernteilung einlenkt. Ich möchte im besonderen hier den ersten Teilungsschritt der Makrosporenmutterzelle der apogamen Marsilia Drummondii hervorheben, den ich seinerzeit eingehend studiert habe [1]). Der Mutterzellkern macht die Prophasen der Reduktionsteilung durch und schreitet durch Synapsis zur Diakinese. Dann ändert er sein Verhalten, und man sieht nicht seine zu Paaren vereinten Chromosomen als Gemini in die Kernplatte eintreten, sie trennen sich vielmehr voneinander, um einzeln in die Kernplatte einzuwandern. Aus einer Reduktionskernplatte ist auf solche Weise die gewohnte Kernplatte einer typischen Kernteilung hervorgegangen. Statt der haploiden Zahl der Gemini führt sie die diploide Zahl der getrennten Chromosomen, deren Längshälften nunmehr, wie bei jeder typischen Kernteilung, auf die Tochterkerne übergehen. Also war doch die volle diploide Zahl der Chromosomen in dem Reduktionskern vertreten, und bestanden die Gemini tatsächlich aus ihnen. Die wirklichen Spaltungshälften dieser Chromosomen, die in den Prophasen der Reduktionsteilung vorbereitet werden, sonst aber erst in dem homöotypischen Teilungsschritt einander verlassen, werden somit bei diesem abnormen Verfahren schon in der Metaphase des ersten Teilungsschrittes getrennt. Daraus erklärt sich, daß ein zwingender Grund für die zweite, mit der Reduktionsteilung stets verknüpfte Kernteilung damit wegfällt und es geschehen

---

1) Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. XCVII, 1907, S. 152.

kann, daß es bei dem ersten Teilungsschritt verbleibt, dort, wo sonst zwei Teilungen aufeinander folgen. So fanden wir es innerhalb der in apogame Entwicklung einlenkenden Embryosackmutterzellen von Wikstroemia, so wird es für die Embryosackmutterzellen verschiedener apogamer Compositen und für die Pollenmutterzellen der apogamen Houttuynia angegeben. — Wenn man bedenkt, wie locker oft die Chromosomen in den Gemini der Reduktionsteilung zusammenhängen, so begreift man auch, daß die sich einstellende Aenderung im Teilungsmodus so leicht sie trennen kann. Aehnliche Erscheinungen sind mir im Bereich einer somatischen Kernteilung nicht entgegengetreten. Da müßten die Längshälften der Chromosomen vorzeitig auseinandertreten, um eine analoge Vermehrung der Kernplattenelemente zu bewirken, doch dazu haben sie wenig Neigung, da ihr Verband bis in die Metaphasen hinein ein sehr intimer bleibt. Nur ein Fall wäre mir bekannt, der, ohne Reduktionsteilung zu sein, zur Vermehrung der Kernplattenelemente führt, und zwar tatsächlich durch vorzeitige Trennung der Längshälften der Chromosomen, doch auch in jenem Falle handelt es sich um einen von der typischen Kernteilung prinzipiell verschiedenen Vorgang. Er betrifft die von mir studierte[1]) Vermehrung der Chromosomen im unteren Kern der Embryosackanlage von Lilium. Denn dieser Kern ist das Produkt der Reduktionsteilung, durch die er mit bereits längsgespaltenen Chromosomen versehen ist. Statt daß aber diese Längshälften, deren Verband bereits gelockert ist, erst durch homöotypische Kernteilung den Enkelkernen überliefert werden, trennen sie sich, wohl infolge ganz besonderer Einflüsse, voneinander,

1) Chromosomenzahlen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 485.

führen eine neue Längsspaltung aus und stellen sich so vermehrt in die Kernplatte ein.

Es gibt aber noch einen Standpunkt, der zwar die Herabsetzung der Elemente auf die Hälfte in den Mutterzellkernen der Gonotokonten einer Paarung der Chromosomen zuschreibt, aber trotzdem das Vorhandensein einer Reduktionsteilung nicht anerkennt. Seine Vertreter sind Chr. Bonnevie[1]) und F. Vejdovsky[2]). Ihnen zufolge soll nämlich die durch Konjugation der Chromosomen in der Synapsis entstandene Doppelheit der Chromosomen weder „in der ersten noch in der zweiten Reifungsteilung" wieder verloren gehen, sondern noch in den Vorkernen deutlich hervortreten und erst im Laufe der folgenden Zellgeneration mit der völligen Verschmelzung der konjugierten Chromosomen verschwinden. Beide Reifungsteilungen werden als „Aequationsteilungen" aufgefaßt. Botaniker werden diese Vorstellung kaum auf ihre Objekte zu übertragen wissen, zugleich aber kaum bezweifeln wollen, daß sich die in den Gonotokonten vollziehenden Teilungsvorgänge bei höher organisierten Tieren und Pflanzen übereinstimmend vollziehen.

Der Anblick der in Paaren sich sondernden gleich großen Chromosomen in den diploid-somatischen Kernen von Galtonia drängt zu der Vorstellung, daß je ein Vertreter der Paare väterlichen und je einer mütterlichen Ursprunges sei. Ist man der Ansicht, daß die beiden Vertreter jedes Paares in den Gemini der Reduktionskernplatte vereinigt sind, so ergibt sich des weiteren von selbst deren

---

1) Untersuchungen über Keimzellen. Beobachtungen an den Keimzellen von Entoroxenos Oestergreni, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XLI, 1906.

2) Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung, Königl. Böhmische Gesellsch. der Wissensch. in Prag, 1907.

Verteilung auf die beiden Tochterkerne bei dem folgenden Trennungsvorgang.

Da die einander entsprechenden Chromosomen in dem diploid-somatischen Kern nebeneinander liegen, so läßt sich annehmen, daß sie sich auch aus dem Gerüstwerk des Reduktionskerns in gegenseitiger Nähe heraussondern. Ich weise nur auf diese theoretische Wahrscheinlichkeit hin, nicht auf die Erscheinungen, die dafür angeführt werden, um nicht dem kontroversen Gebiet Beweismaterial zu entnehmen [1]). Als Tatsache fällt auf, daß die Synapsis in den Prophasen der Reduktionsteilung lange zu währen pflegt. Die Durchführung der Paarungen unter den homologen Chromosomen mag diesen Zeitaufwand bedingen. In den somatischen Kernen fehlt ein solches Teilungsintervall. Der einzige Zustand, in dem man dort die Teilungsfigur längere Zeit ausharren sieht, ist der der Kernspindel. Das läßt sich auch unschwer begreifen. Mit der Fertigstellung der Kernplatte ist das Ende der fortschreitenden Veränderungen in dem sich teilenden Kerne erreicht. Hierauf sollen die rückläufigen beginnen. Diese Umstimmung verlangt Zeit. Die Teilung der Kernplatte stellt den Wendepunkt in der Karyokinese dar.

Es liegt theoretisch nahe, anzunehmen, daß das Ausspinnen der Chromosomen zu langen Fäden, wie es auf die Synapsis in allen Reduktionskernen der Metaphyten

1) Die soeben erschienene, schon einmal zitierte Arbeit von George Arnold (Arch. f. Zellforschung, Bd. 2, 1908, S. 181) schildert in den Prophasen der Reduktionsteilung der Spermatogonien von Hydrophilus piceus vor der Synapsis zu Paaren angeordnete Chromatinmassen (dazu l. c. Fig. 10, Taf. IX), die sehr an das erinnern, was seinerzeit James Bertram Overton im Bonner Institut (Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 126) in Pollenmutterzellen beobachtet, abgebildet (Taf. VI, Fig. 5, 8, 19 u. a. m.) und als Prochromosomen bezeichnet hat.

folgt, mit den Aufgaben der Reduktionsteilung aufs engste verknüpft sei. Eine entsprechende Erscheinung fehlt in den sich auf typischem Wege durch Längsspaltung der Chromosomen teilenden Kernen. In den Pollenmutterzellkernen von Tradescantia virginica werden beispielsweise die ausgesponnenen Chromosomen so lang, daß sie sich zu Spiralen winden, um innerhalb der Kernhöhle Raum zu finden. Solche Erscheinungen imponieren dem Beobachter immer wieder von neuem, bestärken mich im besonderen in der Vorstellung, daß es dabei um eine entsprechende Sonderung der Erbeinheiten zu tun ist und ihre Gegenüberstellung in den gemeinsam gedehnten homologen Chromosomenpaaren. Ich habe diesen Gedanken erst vor kurzem wieder entwickelt[1]) und zu begründen gesucht und verweise auf diese Darstellung. Unbedingt gebe ich aber zu, daß ein objektiver Beweis für meine Auffassung in den meisten Objekten nicht beizubringen ist, und daß die Entscheidung über den wahren Sachverhalt auch in günstigen Fällen, so schwierig werden kann, daß sie Kontroversen zuläßt. Im besonderen habe ich in den jetzt untersuchten Thymeläaceen mich wieder solchen Objekten gegenüber befunden, bei welchen die Doppelnatur der aus dem Synapsisstadium ausgesponnenen Kernfäden nicht nachzuweisen war. Ich hielt mich trotzdem berechtigt, diese Fäden als Doppelgebilde zu deuten. Ist die Aneinanderfügung der Paarlinge vor ihrer Streckung besonders intim, so wird eben, wie ich meine, das Streckungsprodukt einfach erscheinen.

Auf einem späteren Zustande erfolgt, was nicht kontrovers ist, eine Verdoppelung der Kernfäden, doch in dem Vorgang selbst erblicken die einen nur eine Trennung der

---

1) Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 560.

zuvor vereinten Chromosomen, während andere ihn als eine gewöhnliche Längsspaltung deuten. Weiter hat sich auf botanischem Gebiete ein Gegensatz dahin ausgebildet, daß die einen, zu denen ich auch gehöre, aus dem, was sie für die sich trennenden Chromosomen halten, die Gemini hervorgehen lassen, andere hingegen die Produkte dessen, was sie sich als Längsspaltung erklären, wieder verschmelzen lassen und die Gemini, wie ich zuvor schon angab[1]), aus Schlingen ableiten, deren Schenkel sich aneinander schmiegen sollen. Da dieser Gegensatz bis in die zuletzt veröffentlichten Arbeiten fortbesteht, so deutet er an, daß auch an dieser Stelle der Reduktionsprophasen eine schwierige Entscheidung des Beobachters harrt. Daher ich denn nochmals die theoretischen Erwägungen zu Rate ziehe und mir sage, daß, wenn der Faltungsursprung der Gemini richtig wäre, für all die Stadien der Synapsis und des Ausspinnens der Fäden ein stichhaltiger Grund sich kaum mehr einsehen ließe, zum mindesten wüßte ich mir einen solchen nicht mehr zu konstruieren. Denn es leuchtet ein, daß, um die homologen Chromosomen in der letztgenannten Weise einander gegenüberzustellen, es nicht aller der vorausgehenden eigenartigen Vorbereitungen bedürfte, welche die Reduktionskerne zuvor durchmachen. Die Anordnung der aus allem Anschein nach homologen Chromosomen zu Paaren, wie sie uns in den diploid-somatischen Kernen gegen Schluß der Prophasen entgegentritt, kommt in viel einfacherer Weise zustande.

Was die Auseinandersetzung mit jener Auffassung anbetrifft, die zwar in Uebereinstimmung mit uns die Gemini aus den Doppelfäden der Prophase hervorgehen läßt, in ihnen aber die Produkte einer gewöhnlichen Längsspaltung erblickt, so

---

1) Vergl. S. 89 dieses Aufsatzes.

ist ihr vor allem das weitere eigenartige Verhalten dieser Doppelfäden entgegenzuhalten. Leitet man nämlich die Gemini von diesen Doppelfäden ab, und ich halte diese Ableitung für gut begründet, so muß man zugleich zugeben, daß zwischen dem Verhalten der beiden Komponenten der Gemini und den Spaltungsprodukten eines Chromosoms wesentliche Unterschiede bestehen. Die Tragweite dieser Verschiedenheit hat Victor Grégoire zuerst ins rechte Licht gestellt[1]). Er hob hervor, daß sich Trennungsprodukte der Kernfäden in der Prophase der Reduktionsteilung nicht wie die Längshälften eines Chromosoms bei seiner gewohnten Längsspaltung verhalten, vielmehr charakteristische Abweichungen davon zeigen. Die Produkte der gewohnten Längsspaltung eines Chromosoms, wie jede somatische Mitose sie uns vorführt, bleiben aneinander und erfahren eine Trennung erst in der Metaphase. Die sich verdoppelnden Kernfäden der Reduktionsprophase sondern sich sofort ihrer ganzen Länge nach und bleiben nur verbunden, weil sie sich in dieser oder jener Weise aneinander befestigen. So stellen sie die Gemini dar. Wie verschieden das Bild solcher Gemini sein kann von dem der längsgespaltenen somatischen Chromosomen derselben Pflanze, das trat mir so recht wieder bei Daphne Mezereum entgegen. Man werfe nur einen Blick auf die Diakinese in der Pollenmutterzelle dieser Pflanze, wie sie in Fig. 69, Taf. III, dargestellt ist, und vergleiche deren aus zwei gesonderten Teilen bestehende Gemini mit den längsgespaltenen somatischen Chromosomen, die selbst im Stadium der Kernplatte (Fig. 63, 66, Taf. III) sich noch als Einheiten präsentieren. Für Gnidia carinata würde das Bild der Diakinese und der Reduktionsspindeln

1) La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation, „La Cellule“, T. XXI, 1904, p. 308.

genau das nämliche wie für Daphne Mezereum (Fig. 70, 71) sein; man betrachte dagegen die Fig. 80, Taf. III, die in einer Tapetenzelle das Verhalten der längsgespaltenen somatischen Chromosomen in möglichst vorgerücktem Stadium, auf das ihre Trennung und Verteilung auf die Tochterkerne unmittelbar folgen würde, vorführt. Und dann schließlich noch von dem Standpunkt aus, daß die Doppelfäden der Reduktionsprodukte die Gemini bilden, ein rein theoretischer Einwand gegen die Auffassung der Doppelfäden als Produkte einer gewöhnlichen Längsspaltung: eine solche Längsspaltung hätte alle die vorausgehenden für die Reduktionsphasen bezeichnenden Stadien nicht nötig. Schlechterdings imponiert einem jedem, der sich mit karyokinetischen Problemen befaßt, die Eigenart der beiden meiotischen Teilungen, die, miteinander ursächlich verknüpft, sich in den Gonotokonten vollziehen. Sollte es nun in diesen beiden Teilungsschritten auf nichts weiter als eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen ankommen, so würden zwei gewöhnliche typische Kernteilungen dazu genügen und die Entfaltung der ganzen meiotischen Apparate überflüssig sein. Die vorzeitige Vorbereitung der zweiten, für den zweiten Teilungsschritt bestimmten Längsspaltung der Chromosomen schon in den Prophasen der ersten Teilung würde an dem Endergebnis der ganzen meiotischen Teilung an sich nichts ändern, es müßte ebenso wie sonst nach zweimal wiederholter gewöhnlicher Kernteilung ausfallen. Wozu dann überhaupt dieses Eingreifen des einen Teilungsvorganges in die Aufgaben des anderen, diese Verknüpfung beider Teilungsschritte zu einem besonderen Ganzen? Darauf ist von einem anderen Standpunkt, als dem hier vertretenen, schwer eine Antwort zu erteilen. Uns hingegen gilt eben der erste sich als Längsspaltung präsentierende, übrigens auch wesent-

lich früher als in somatischen Mitosen sich einstellende Vorgang nicht als Längsspaltung, sondern als eine Trennungserscheinung, wodurch die scheinbar zweite Längsspaltung, die zu derselben Zeit, wie die einzige somatischer Mitosen, sich vollzieht, zur ersten wird. Die Eigenart und Aufgabe der beiden vereinigten meiotischen Teilungen liegt nun darin, daß sich im ersten Teilungsschritt die ganzen gepaarten Chromosomen voneinander trennen und ihre beiden Längshälften demselben Tochterkern zuführen, in welchem somit diese Längshälften für den zweiten Teilungsschritt, der daher auch so rasch zu folgen pflegt, zur Verfügung stehen.

Die Buitenzorger Wikstroemia indica hat uns in den Mitosen ihrer diploid-somatischen Kerne einen als extrem zu bezeichnenden Fall unterbleibender Chromosomentrennung vorgeführt. Wir konnten von ihm lernen, wie kritisch man im Einzelfall bei Chromosomenzählungen verfahren muß. Aus einer verminderten Chromosomenzahl kann schlechterdings noch nicht auf eine Reduktionsteilung geschlossen werden; sie darf zunächst nur zur Forschung nach den Ursachen, welche diese Verminderung veranlaßten, anregen. Das Wesen der Reduktionsteilung liegt nicht allein darin, daß sie die Chromosomenzahl auf die Hälfte herabsetzt, sondern vor allem in der Art, wie dies geschieht. In den vorbereitenden Phasen dieser Teilung ist ihr eigentliches Wesen begründet.

J. und W. van Leeuwen-Reijnvaan[1]) sehen bei dem letzten Teilungsschritt in den Antheridien der Laub-

1) Ueber eine zweifache Reduktion usw., Recueil des Travaux bot. Néerlandais, Vol. IV, 1907, p. 1, und Ueber die Spermatogenese der Moose usw. Berichte der Deutsch. bot. Gesell., 1908, S. 301.

moose die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte sinken. Bei Polytrichum, das bis dahin 6 Chromosomen in seinen Antheridien führte, erhalten auf solche Weise die letzten Kerne 3, bei Mnium, dem 8 Chromosomen zukamen, 4 Chromosomen. Das wird für eine Reduktionsteilung erklärt. Daß es sich um eine solche nicht handeln kann, geht daraus hervor, daß der geschilderten Halbierung der Chromosomenzahl nicht die für eine Reduktionsteilung maßgebenden Prophasen vorausgehen, die charakteristische Figur der Reduktionsspindel fehlt; es folgt auch kein weiterer Teilungsschritt auf diesen Halbierungsvorgang, während durch eine echte Reduktionsteilung stets schon die Bedingungen für die homöotypische Teilung geschaffen werden. Treffen somit die merkwürdigen Angaben von J. und W. van Leeuwen-Reijnvaan zu, so handelt es sich unter allen Umständen nicht um eine Reduktionsteilung, d. h. um eine Trennung von zu Paaren vereinigten homologen Chromosomen, sondern um eine Verteilung der Chromosomen eines haploiden Kernes auf zwei Kerne und, da letztere ohne weitere Teilung der Spermatozoidbildung dienen, auf zwei Spermatozoiden. Diese wären damit halbwertig und dazu würde allerdings die Angabe von J. und W. van Leeuwen-Reijnvaan passen, daß die Eibefruchtung durch zwei Spermatozoen vollzogen wird. Es müßten dann zwei sich ergänzende Spermatozoen sein, denen die Aufnahme in das Ei gewährt wird. Das Ei von Polytrichum soll seinerseits einem ähnlichen, mit Halbierung der Chromosomenzahl verbundenen letzten Teilungsschritt im Bauchteil des Archegoniums und einer darauf folgenden Verschmelzung beider Zellen seine Entstehung verdanken. Das wären recht umständliche Vorgänge, die, soweit ich sehe, schließlich zu einem entsprechenden Ergebnis wie ein gewohnter

Befruchtungsvorgang führen würden. Da ich das Objekt aus eigener Anschauung nicht kenne, so will ich mich auch nicht weiter zu ihm äußern, nur nochmals betonen, daß die vorhandenen Angaben meiner Ansicht nach genügen, um eine zweimalige Reduktionsteilung im Entwicklungsgang dieser Bryineen auszuschließen, einen Vorgang, den ich nach dem jetzigen Stande unseres Wissens anzunehmen nicht für statthaft halte.

In die Kategorie zuvor unterbliebener Trennungen von Chromosomen gehört hingegen ein von D. H. Campbell[1]) bei Ophioglossen beobachteter Vorgang. Bei dem letzten Teilungsschritt, der sich in dem Antheridium dieser Pflanzen vollzieht, soll die Kernplatte weit mehr Chromosomen aufweisen als in dessen jüngeren Zellen.

Mehr schon als jene für Bryophyten gemachte Angabe könnte a priori Wahrscheinlichkeit für sich die Behauptung beanspruchen, daß eine doppelte Reduktiousteilung im Ascus der Ascomyceten erfolge. Schien es doch, als wenn darin eine Korrektur für die doppelte Kernverschmelzung gegeben sei, die sich das eine Mal im Oogonium, das andere Mal im Ascus vollziehe. So schilderte neuerdings H. C. J. Fraser den Vorgang in seinem Aufsatz: „Contributions to the Cytology of Humaria rutilans Fries“ [2]). Das Verschmelzungsprodukt der Kerne im Ascus dieses Discomyceten führe, so hieß es, eine mit typischen Prophasen ausgestattete Reduktionsteilung aus und versehe mit je 16 Chromosomen seine Tochterkerne. Die rasch folgende homöotypische Teilung dieser Kerne verändere nicht die Chromosomenzahl. Nun folge ein Ruhezustand, und bei der sich dann einstellenden dritten

1) Studies on the Ophioglossaceae, Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. Sér., T. VI, 1907, p. 163 und Taf. XIV, Fig. 73 und 85.

2) Annal. of Bot., Vol. XXII, 1908, p. 35.

Kernteilung vollziehe sich eine Reduktion der Chromosomen auf die Achtzahl. Beschreibung und Bilder waren nicht geeignet, mich für eine zweite Reduktionsteilung bei diesem dritten Teilungsschritt einzunehmen. Nichts von Reduktionsprophasen, und acht V-förmige Chromosomen in den Anaphasen[1]), die sehr wohl Paare sein konnten. Auch hätte ein solcher zweiter Reduktionsvorgang gewohntermaßen noch einen vierten Teilungsschritt, d. h. auch noch eine homöotypische Teilung verlangt. Hinzu kommt, daß René Maire[2]) die dritte Teilung im Ascus der Ascomyceten direkt als „division typique" bezeichnet hat. Es verhält sich mit der dritten Teilung innerhalb dieser Asci nicht anders als mit der entsprechenden Teilung im Oogonium eines Fucus. Auf die erste Kernteilung, die eine Reduktionsteilung ist, folgt unmittelbar, auch im Oogonium von Fucus, die zweite homöotypische. Dann tritt die Ruhepause ein, der sich eine dritte Kernteilung, nach typischer Art, anschließt[3]). So wird ein achtkerniger Zustand hergestellt, der ja für die Oogonien der Fucaceen nicht weniger charakteristisch ist wie für die Asci der Ascomyceten[4]). Die Tatsache an sich, daß in einem gegebenen Protoplasten die Kernteilung konstant bis zum achtkernigen Zustand fortschreitet, braucht somit noch nicht zur Vorstellung wiederholter Reduktionsteilung anzuregen. Doch bei Ascomyceten lag ja außerdem die Annahme einer zweimaligen Kernvereinigung im Entwicklungszyklus vor, die eine doppelte

---

1) a. a. O. Taf. V, Fig. 43, 44.

2) Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes, Ann. Mycol., T. III, 1905, p. 145.

3) Vergl. meinen Aufsatz „Kernteilung und Befruchtung bei Fucus" in den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 353.

4) Fr. Oltmanns, zuletzt in Morphologie und Biologie der Algen, Bd. II, 1905, S. 47.

Reduktion notwendig machen konnte. Mir ließen theoretische Erwägungen eine zweimalige Kernverschmelznng bei Ascomyceten überhaupt unwahrscheinlich erscheinen. Ich warf 1905 in meinem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung[1]) die Frage auf, ob nicht die Chromosomen der beiden im Oogonium eines Ascomyceten vereinigten Kerne als gesonderte Gruppen erhalten bleiben, um im Ascus als zwei gesonderte Kerne einander gegenüberzutreten und hierauf erst zu verschmelzen. Dann gebe es eben nur eine Kernverschmelzung im Entwicklungskreis dieser Organismen und nicht zwei, und die theoretisch schwer zu begreifende Erscheinung wäre eliminiert. Diese Voraussetzung stellte sich als zutreffend heraus. Eine vorläufige Mitteilung von P. Claussen über Pyronema confluens lehrt[2]), daß sich die Dinge tatsächlich bei diesem Ascomyceten so, wie ich es annahm, verhalten.

Der Schluß, den ich von dem Allgemeinen auf das Einzelne in Fragen der Pfropfhybride zog, hat sich als unzutreffend erwiesen. Es werden alljährlich endlose Veredlungen in Baumschulen und Gärten vorgenommen, ohne daß dies zu Hybridisierungen an den Verwachsungsstellen führt. Angaben über gegenseitige Beeinflussung von Unterlage und Reis im Experiment waren derart, daß man sie als ernährungsphysiologischer Natur bezeichnen konnte. So blieben die wenigen Fälle übrig, in denen man post hoc, auf Grund unkontrollierbarer Angaben und des eigenartigen Verhaltens eines in Frage stehenden Organismus, auf dessen

1) Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, Bd. XLII, S. 24. Das betreffende Heft der Jahrbücher erschien am 1. Juli 1905.

2) Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1907, S. 586.

hybrid-vegetativen Ursprung schließen zu müssen glaubte. Die mikroskopische Untersuchung bot keine Anknüpfungspunkte zu einem solchen Schluß, denn nur diploide Kerne, wie sie einem geschlechtlich erzeugten Bastard zukommen, waren in diesen Organismen zu finden, und nicht tetraploide, wie sie aus der Verschmelzung diploider vegetativer Kerne hätten hervorgehen müssen. Für die von Fr. Noll[1]) angeregte Frage, ob nicht eine Reduktionsteilung die Zahl der Chromosomen in solchen Fällen von der tetraploiden auf die diploide herabgesetzt habe, ließen sich keine Anknüpfungspunkte gewinnen[2]). Immerhin fügte ich hinzu: „Die Möglichkeit, daß spätere Entdeckungen hier neue Anknüpfungspunkte schaffen, besteht aber fort“ [3]).

Diese Anknüpfungspunkte zu finden, wird eine wichtige Aufgabe der nächsten Zeit sein, nachdem es Hans Winkler gelungen ist, Propfbastarde auf experimentellem Wege zu erlangen[4]). An der Verwachsungsstelle der Keimpflanze von Solanum nigrum und von Lycopersicum stellte er eine Schnittfläche her, die zum Teil aus dem Gewebe der einen, zum Teil aus jenem der anderen Pflanze bestand, und wußte aus ihr Adventivbildungen hervorzulocken, welche die Merkmale der beiden Pflanzen vereinigten.

Damit wird selbstverständlich die Frage nach dem Ursprung aller jener Pflanzen, die als Pfropfhybride galten,

---

1) Die Pfropfbastarde von Bronvaux, Stzber. der Niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 1905, S. 38.

2) Mein Aufsatz über die Individualität der Chromosomen und Pfropfhybridenfrage, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 533.

3) a. a. O. S. 533.

4) Experimentelle Herstellung eines echten Pfropfbastards. Berichte aus der naturwiss. Abt. d. 80. Versamml. deutsch. Naturf. u. Aerzte in Köln, Naturwiss. Rundschau, Jahrg. 33, S. 553, und Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten, Ber. d. Deutsch. bot. Gesell., 1908, S. 595.

wieder offen. Da Pfropfhybride möglich sind, so können auch jene Pflanzen Pfropfhybride sein. Das um so mehr, als Hans Winkler angibt, daß sein Pfropfhybrid „auf keinen Fall so viel Chromosomen wie die Eltern zusammen hat“. Auf die unzureichende Chromosomenzahl läßt sich somit auch in anderen Fällen kein Schluß mehr bauen. Den Ergebnissen, welche die histologische Untersuchung der jetzt erzeugten Pfropfbastarde zeitigen soll, theoretisch vorzugreifen, scheint mir nicht angebracht zu sein.

Die Grenzen des Festhaltens an der diploiden und haploiden Chromosomenzahl.

Auch im Laufe dieser Arbeit und noch anderer Untersuchungen, über die ich später zu berichten hoffe, ist mir kein Beispiel von diploider Generation einer phanerogamen Pflanze begegnet, die sich zu haploider Entwicklung befähigt gezeigt hätte. Somit kann ich nur wiederholen, daß die Möglichkeit des Eintrittes in eine solche Entwicklung, allem Anschein nach, auf bedeutende, ja bei den bisher untersuchten Objekten unüberwindliche Schwierigkeiten stößt. Stets zeigte sich bisher jedes Ei, das für apogame Weiterentwicklung bestimmt ist, mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet, und in allen bekannt gewordenen Fällen war der Gametophyt, dem es angehörte, mit Ausschaltung der Reduktionsteilung erzeugt. Das einzige Beispiel einer kormophyten Pflanze, deren Sporophyt mit haploider Chromosomenzahl in Entwicklung tritt, bleibt immer noch auf die Farne beschränkt und wird durch das von Shigéo Yamanouchi beschriebene Nephrodium molle vertreten [1]).

1) Apogamy in Nephrodium, Bot. Gazette, Vol. XLIV, 1907, p. 145.

Nicht darf dabei übersehen werden, daß jenes haploide Nephrodium eine Art Kunstprodukt ist, das in Kulturen aus haploiden Zellen apogamer Prothallien gewonnen wird, deren Kerne, im Gegensatz zu anderen ähnlichen Fällen, nicht erst mit Hilfe von Verschmelzungen ihre Chromosomenzahl diploid ergänzen. Ob dieser haploide Nephrodium-Sporophyt zur Sporenbildung zu schreiten vermag, und wie er sich dann etwa zu helfen weiß, ist noch unbekannt.

Im Tierreich scheinen die aus einer diploiden Chromosomenzahl für die Entwicklungsmöglichkeit der diploiden Generation sich ergebenden Schwierigkeiten in einzelnen Fällen endgültig überwunden worden zu sein, so daß eine ursprünglich diploid gewesene Generation, mit nunmehr haploiden Kernen, in den normalen Entwicklungsgang der Species gehört. Das gilt nach Friedrich Meves, an dessen Angaben ich mich hier allein halten will[1]), für die männlichen Individuen der Bienen, Wespen und auch Ameisen. Das, was mich außer der Feststellung, daß die aus unbefruchteten Eiern auf echt parthenogenetische Weise entstandenen Männchen haploid sind, noch besonders interessierte, war die auch von andern Forschern bestätigte Angabe, daß die erste Spermatocytenteilung bei solchen Männchen blind, wenn ich mich so ausdrücken darf, verläuft. Der Mutterkern ihrer Gonotokonten tritt in die Prophasen der Teilung ein und bringt es bei der Honigbiene bis zum Spindelstadium[2]), doch die Elemente seiner Kernplatte wandern nicht nach den Spindelpolen, die Kernteilung wird

1) Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsg., Bd. LXX, 1907, S. 414, und Friedrich Meves und Jules Duesberg, Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse, daselbst Bd. LXXI, 1908, S. 571. In beiden Arbeiten die sonstige Literatur.

2) Erster Aufsatz, S. 424.



vielmehr rückläufig, während vom Cytoplasma des Gonotokonten sich ein kernloser „Richtungskörper“ abschnürt. Bei der ersten Teilung dieser Gonotokonten wird somit nur eine Zellteilung vollzogen, die Kernteilung ausgeschaltet. Erst die zweite „Reifungsteilung“ des Gonotokonten ist mit Kernteilung verbunden. Meine Deutung des Vorganges geht nun dahin, daß, da keine Befruchtung der zu den Männchen sich entwickelnden Eier erfolgte, deren Gonotokonten auch keine Reduktionsteilung ausführen können. Diese Teilung, die sonst zur Trennung ganzer, väterlicher und mütterlicher Chromosomen führt, und die Halbierung der Chromosomenzahl für die haploide Generation, in letzter Instanz für deren Geschlechtsprodukte besorgt, wird unterdrückt, und nur die homöotypische Teilung vollzogen. Auf diese Weise erhalten auch hier die Spermatozoen die ihnen zukommende Chromosomenzahl. Für mich ist das Verhalten der Gonotokonten dieser parthenogenetisch erzeugten Männchen eine neue Stütze für die Individualität der Chromosomen oder, richtiger gefaßt, der Erbeinheiten. Auf letztere lege ich wieder den Nachdruck, damit mir nicht entgegengehalten werde, daß gerade bei den Drohnen das Verhalten der somatischen Zellen gegen die Individualität der Chromosomen spricht. Den vorhandenen Angaben zufolge werden nämlich in jenen Zellen die Chromosomen der Geschlechtsprodukte in kürzere Abschnitte zerlegt[1]), also umgekehrt dem Verfahren, wie es uns in den somatischen Zellen der diploiden pflanzlichen Generationen des öfteren begegnet. Daß die erste Kernteilung — und zwar nach weit fortgeschrittener Vorbereitung — und nicht die zweite, in den Gonotokonten der haploiden Männchen ausgeschaltet wird,

---

1) Vergl. Fr. Meves, im ersten Aufsatz, S. 471, 472.

scheint mir in der Tat meine Ansicht sehr zu stützen, daß diese Männchen jede Erbeinheit, d. h. jedes Pangen, nur einmal führen, daß eine Reduktionsteilung, welche homologe Pangene trennt, hier somit ausgeschlossen ist, und daß sie folglich, wo vorhanden, dieser Trennung dient[1]).

Während die diploide Generation der Pflanzen sich im allgemeinen mit der haploiden Chromosomenzahl nicht begnügen will, richtet sich unschwer, wie ich das früher schon hervorgehoben habe[2]), die haploide Generation diploid ein. Das tritt uns in allen Fällen von Eiapogamie bei den Phanerogamen entgegen, das zeigen die diploiden Farn- und Marsilia-Prothallien[3]) und die künstlich aus den Sporogonen durch Élie und Émile Marchal[4]) erzogenen Moospflänzchen. Daß ein normal diploider Pflanzenteil ohne bedeutende Störung sich tetraploid weiterzuentwickeln vermag, zeigen solche Wurzelspitzen an, in denen durch Chloralisierung Kernverschmelzung veranlaßt wird[5]). Doch suchen diese Wurzeln die tetraploiden Kerne allmählich zu beseitigen. Die diploiden Eier apogamer Marsilien bleiben in ihren Archegonien abgeschlossen[6]). Sie können unter solchen Umständen auch keine Anziehung auf Spermatozoiden ausüben. Anders ist es an solchen diploiden Farnprothallien, welche Geschlechtsorgane produzieren. Ihre doppelchromosomigen Spermato-

1) Die durch Fr. Meves vertretenen Ansichten sind in seinem erstgenannten Aufsatz S. 463 ff. zu vergleichen.

2) Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. XCVII, 1907, S. 167.

3) Daselbst S. 137. Zusammenstellung der Literatur über Farne S. 167.

4) Aposporie et sexualité chez les Mousses, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 1907, p. 765.

5) B. Němec, Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904, S. 668, und mein Aufsatz über die Individualität der Chromosomen usw., daselbst, Bd. XLIV, 1907, S. 482.

6) Apogamie bei Marsilia, a. a. O. S. 136. 166.

zoiden werden von den doppelchromosomigen Eiern der sich öffnenden Archegonien angezogen. In den bisher untersuchten Fällen gingen trotzdem solche Eier, ohne daß deren Befruchtung erfolgt wäre, zugrunde[1]. Élie und Émile Marchal setzen ihre Versuche mit den doppelchromosomigen Laubmoospflänzchen fort. Wenn hier die Befruchtung gelingen sollte, könnte das die merkwürdige Entstehung eines Organismus zeitigen, der in seinen Kernen je vier Chromosomen einer Art führen würde. Da es sich in der Ausbildung diploider Farn- und Moos-eier nicht um einen phylogenetisch vollzogenen Vorgang, der sich als existenzfähig erwies, sondern um ein unvermitteltes Kulturprodukt handelt, so könnte immerhin so etwas wie dessen Befruchtung geschehen. Ich habe schon früher aus gleicher Ueberlegung darauf hingewiesen, daß diese Möglichkeit nicht ohne weiteres abzuweisen sei[2]. Während das phylogenetisch erzeugte diploide Ei von einem weiteren Zutritt von Chromosomen bewahrt bleibt, weil allem Anschein nach eine mehr als diploide Chromosomenzahl in den Kernen der Sporophyte keinen Vorteil, vielmehr Nachteil bringt, sind die diploiden Eier der in Betracht kommenden apogamen Kulturprodukte gegen das Eindringen von Spermatozoiden durch Verschluß des Archegoniums wie bei Marsilia, oder in sonst anderer Weise nicht geschützt. Da die chemotaktische Anziehung fortbesteht, so lockt diese vielmehr, als solche, die Spermatozoiden zum Eintritt heran. Wie weit tetraploide Erzeugnisse einer solchen Befruchtung, falls sie gewonnen werden sollten, sich als existenzfähig erweisen, muß die Zukunft zeigen.

---

1) J. Bretland Farmer and L. Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Ferns, Ann. of Bot., Vol. XXI, 1907, p. 165.

2) Chromosomenzahlen usw., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 560. 561.

Vererbungsträger und Phylogenie der Kerne.

Den weit auseinandergehenden Ergebnissen der Veröffentlichungen aus letzter Zeit gegenüber hielt ich es für geboten, den von mir in Fragen der Reduktionsteilung eingenommenen Standpunkt nochmals zu begründen. Damit suche ich auch zu rechtfertigen die Fassung, die ich meinem Aufsatz im „Darwin Memorial Volum of Essays" gab. Dort fehlte der Raum und war auch nicht der Ort für kritische Auseinandersetzungen. Das war auch der Grund, weshalb ich an jener Stelle den strittigen Punkt über Beteiligung des Cytoplasma an der Uebertragung erblicher Eigenschaften nicht mit in Erörterung zog. Meinen Standpunkt in dieser Frage habe ich erst neuerdings wieder entwickelt und durch neue Untersuchungen zu stützen gesucht [1]). Da ich das Cytoplasma an der Uebertragung erblicher Eigenschaften auf die Nachkommen sich nicht beteiligen lasse, vielmehr annehme, daß die Erbträger im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich zum Kern gesammelt haben, so lag für mich auch kein zwingender Grund vor, mich mit ersterem in dem Aufsatz, der im „Darwin Memorial Volume of Essays" die Erbträger behandeln sollte, zu befassen. An meinen Ansichten über Erbträger halte ich aber auch nach der Veröffentlichung von Fr. Meves' letzter Arbeit [2]) fest, in welcher „Chondriosomen", besondere, meist fadenförmige Gebilde des Cytoplasmas, für cytoplasmatische Vererbungs-

---

1) Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 531.

2) Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo, Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. LXXII, 1908, S. 816.

substanz erklärt werden. Ich hatte in den Pollenschläuchen der Angiospermen, auf deren Verhalten meine letzte Arbeit vorwiegend wieder Nachdruck legte, derartige Gebilde nicht zu sehen bekommen. Für den Botaniker fehlt zunächst auch noch der triftige Grund, sich bei Behandlung von Fragen, denen allgemeine Tragweite zukommen soll, mit ihnen zu befassen. Denn Angaben über ihr Vorhandensein im Cytoplasma sind sehr spärlich, und der Ort, an dem sie entdeckt wurden [1], nämlich die dem baldigen Untergang geweihten Tapetenzellen von Antherenfächern, nicht gerade ein solcher, an dem man besondere Ansammlungen von Vererbungssubstanz erwarten sollte. Da meine Untersuchungen der Pollenschläuche, auf die ich soeben Bezug nahm, vornehmlich an Safraningentianaorange-Präparaten ausgeführt wurden, so hielt ich es für geboten, sie nunmehr auch an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten zu kontrollieren. Die Tinktion wurde genau nach der Vorschrift, die Fr. Meves in seiner letzten Arbeit gibt [2], vollzogen. Als Fixierungsmittel hatte Chromosmiumessigsäure, so wie sie sich nach langjähriger Erfahrung im hiesigen Institut am besten bewährte, gedient. Fr. Meves fügt seiner Chromosmiumessigsäure noch 1 Proz. Kochsalz hinzu [3], was allenfalls die Schärfe der Bilder, nicht aber das Ergebnis der Untersuchung beeinflussen könnte.

Ebensowenig als mir nun das vorige Mal Mevessche Chondriosomen im Cytoplasma der untersuchten Pollenschläuche auffielen, vermochte ich solche auch bei meiner

---

1) Fr. Meves, Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1904, S. 284. Sonstige Literatur in dem zuvor zitierten Aufsatz von Fr. Meves, S. 843.

2) a. a. O. S. 833.

3) a. a. O. S. 832.

jetzigen Untersuchung zu erblicken. Ich hielt mich wieder an Lilium Martagon, als an das anerkannt günstigste Objekt. Doch war es neu eingelegtes Material vom letzten Sommer, Griffel, deren Fixierung 5—7 Stunden nach vollzogener gekreuzter Bestäubung erfolgte. Die Untersuchung fand an den Längsschnitten durch diese Griffel statt. Da Fr. Meves auf die Möglichkeit hinwies, „daß schon ein einziges winziges Mitochondrium genügen könnte, um die Eigenschaften des väterlichen Cytoplasmas auf dasjenige des Eies zu übertragen“ [1]), so habe ich dem entgegenzuhalten, daß ich auch nicht das winzigste Mitochondrium im Cytoplasma der Pollenschläuche von Lilium Martagon zu erblicken vermochte. Was ich sonst von der vorgenommenen Färbung zu erwarten hatte, war in den Präparaten erfüllt, und bei den Vergrößerungen, die zur Anwendung kamen, erschienen die Kerne von enormer Größe. Mit aller Schärfe führten sie den Beobachter alle jene Sonderungen und Strukturen wieder vor, die in so eindringlicher Weise dafür zeugen, daß es sich um eine gleichmäßige Verteilung von Erbeinheiten bei der Kernteilung handelt. Auf diesem Boden festgelegter Tatsachen läßt sich weiter bauen, er schafft morphologische Anknüpfungspunkte für die Ergebnisse, zu denen das physiologische Experiment in der modernen Züchtungslehre führt. In den Pollenschläuchen von Lilium Martagon finde ich aber außer den beiden nackten Spermakernen, die ihrem Bestimmungsorte zugeführt werden, nur noch ein gleichförmiges Cytoplasma, das nach Fixierung mit Chromosmiumessigsäure sich bei starker Vergrößerung als ein Gerüstwerk aus stark hin und her gewundenen gleichmäßig

1) a. a. O. S. 859.

ausgebildeten Fäden präsentiert, die eine weit schwächere Verwandtschaft zu Farbstoffen als die Kernsubstanz besitzen. Anzunehmen, daß eine beliebige Spur dieses Cytoplasma als Vererbungsträger fungieren sollte, dafür fehlen alle Anknüpfungspunkte, und dazu könnte ich mich, in Hinblick auf die Erscheinungen, die uns die Erbsubstanz in den Kernen darbietet, nicht entschließen.

Wegen aller sonstigen Tatsachen und Gründe, die meine Stellungsnahme in der Frage nach den Vererbungsträgern bestimmen, muß ich auf meine letztzitierte Arbeit verweisen. Selbstverständlich würde ich meinen Standpunkt aufgeben, falls weitere Fortschritt in unserem Wissen es verlangen sollten. Eine Nötigung hiervon liegt aber bis jetzt für mich nicht vor. Neu entdeckte Tatsachen könnten sie immerhin schaffen. Wenn sie zur Klärung der Probleme beitragen, denen ich so viele Jahre meines Lebens gewidmet habe und die mich noch immer in ihrem Bann halten, so will ich sie mit Freude begrüßen, auch wenn ich ihnen lieb gewordene Vorstellungen zum Opfer bringen müßte.

Zu dem Standpunkt, den ich vertrete und der mich theoretisch nicht nur zur Annahme einer Reduktionsteilung überhaupt bestimmt, sondern auch bei Deutung ihrer Phasen beeinflußt, gehört die Vorstellung konkreter Erbeinheiten der „Pangene" im Kern. Ich lasse diese Pangene in festgelegter Ordnung innerhalb der gesonderten Chromosomen aufeinander folgen, sich durch Zweiteilung dort vermehren und ihre Teilungsprodukte den Längshälften der Chromosomen bei deren Spaltung zufallen. Mit der Annahme ihrer Existenz bringe ich auch die paarweise Vereinigung der Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung und das gemeinsame Ausspinnen der Paare zu langen Fäden in Beziehung. Ich komme auf diese hypothetischen An-

schauungen, die ich anderswo schon entwickelt habe[1]), hier zurück, weil ich eine weitere Erörterung an sie knüpfen möchte. Immer wieder warf ich mir die Frage auf, wie es kommt, daß die karyokinetischen Vorgänge so übereinstimmend bei Metaphyten und Metazoen verlaufen. Diese Uebereinstimmung erstreckt sich nicht auf die unteren Abteilungen des organischen Reiches. Sie stellt sich vielmehr im Pflanzen- und Tierreiche erst ein, wenn eine bestimmte Höhe der Entwicklung erreicht ist. Also müssen es übereinstimmende Ursachen gewesen sein, welche zu diesem Ergebnis nötigten. Ich meine, es war dies die fortschreitende Arbeitsteilung unter den Erbeinheiten, der die zunehmenden Sonderungen im Soma entsprachen. Das Urprotoplasma kann ich mir nur kernlos denken, in allen seinen Teilen gleichmäßig die formativen und nutritiven Funktionen ausführend. Dann vollzog sich allmählich die Trennung der formativen und nutritiven Leistungen in seinem Substrat. Die den formativen Aufgaben dienenden Plasmateile waren die ersten gesonderten Erbträger. Sie blieben zunächst im Gesamtplasma verteilt, wo man sie bei gewissen niedersten Organismen noch als zerstreute „Chromatinkörner" wiederfindet. Dann schlossen sie sich im Protoplasma zu einem besonderen Verband zusammen, ohne daß dieser zunächst gegen die Umgebung schon abgegrenzt war. Gewisse Bakterien und Cyanophyceen dürften, wenn auch manches dort noch kontrovers erscheint, Beispiele für solche Stufen der Entwicklung abgeben. Das nächste Stadium zeigt den Kern gegen das umgebende Plasma abgegrenzt und damit den Gegensatz zwischen Kern und Cytoplasma geschaffen. Die den formativen Funktionen vorstehenden Elemente in einem

1) Zuletzt in dem zuvor zitierten Aufsatz der Jahrb. f. wiss Bot., Bd. XLV, 1908, S. 560 ff.

solchen Kern, die wir uns als getrennte Erbeinheiten denken, dürften erst zum Teil untereinander verschieden sein. Dieselbe Funktion wird noch von je einer Mehrzahl von ihnen ausgeführt. Daher auch die Teilung des Kernes sich noch in relativ einfacher Form vollziehen kann, die mehr oder weniger einer einfachen Durchschnürung sich nähert. Solange ein einfacherer Teilungsmodus genügt, um den Teilungsprodukten alle Erbeinheiten zu sichern, wird er nicht in unnötiger Weise kompliziert. Das ändert sich in dem Maße, als die Verschiedenheit unter den Erbeinheiten wächst, und erreicht den Höhepunkt, wenn nur noch je eine Erbeinheit einer bestimmten Aufgabe obliegt. Die qualitativ gleiche Teilung der Kerne verlangt jetzt, daß die Erbeinheiten innerhalb fadenförmiger Gebilde aneinandergereiht werden, dort eine Verdoppelung erfahren und eine Längsspaltung des Fadens die Trennung ihrer Teilungsprodukte vollzieht. Dieser Weg muß der einzige gewesen sein, der zum Ziele führte, sonst würde Tier- und Pflanzenreich ihn nicht so völlig übereinstimmend in den höheren Stufen seiner Entwicklung aufweisen. Uebereinstimmende Ursachen müssen auch die Gleichheit der Reduktionsteilungen im ganzen organischen Reiche veranlaßt haben.

Die Notwendigkeit einer longitudinalen Aneinanderreihung der Erbeinheiten führte zur Ausbildung der Chromosomen. Es scheint mir, als wenn der Weg zur Entwicklung im allgemeinen von größeren Chromosomenzahlen zu kleineren führe. Es schwebt mir da als Beispiel die verhältnismäßig gut erhaltene phylogenetische Reihe vor, die von den Gefäßkryptogamen zu den Phanerogamen fortschreitet. Die Kerne der Gefäßkryptogamen pflegen durch hohe Chromosomenzahlen ausgezeichnet zu sein, die Forschung der letzten Zeit hat aber ergeben, daß gerade

hochstehende Familien der Angiospermen oft auffallend niedrige Chromosomenzahlen führen. Das Anwachsen der Chromosomenzahl in apogamischen Gattungen dieser Familien erweckt aber fast die Vorstellung, als wenn die Rückkehr zu höheren Chromosomenzahlen bei ihnen mit einer gewissen Gefahr verknüpft wäre. Doch die Zahl der gesammelten Erfahrungen reicht hier noch nicht für sichere Schlüsse aus, manche scheinen auch nicht in den Rahmen zu passen, so daß meine Aeußerungen nur weitere Forschung anregen sollen.

Es ließe sich denken, daß mit beginnender Arbeitsteilung im Kern Einheiten von gleicher erblicher Funktion Gruppen bilden, daß in dem Maße, wie in den Gruppen selbst die Erbeinheiten verschieden werden, ihre Streckung zu je einem Faden für den Vorgang der Längsteilung sich vollzieht. Die Vereinigung kürzerer Fäden zu längeren weniger zahlreichen konnte dann gewisse Vorteile bei der Ausbildung der Teilungsfigur gewähren.

Es sind nicht Erbeinheiten allein, die der Zellkern führt, außer seiner wichtigsten gestaltenden Funktion fallen ihm auch andere Aufgaben im Protoplasten zu. Wo er diesen nur noch obliegen soll, wie in den Internodialzellen der Characeen[1]), da gibt er bei seiner Vermehrung die mitotischen Sonderungen auf und teilt sich nur noch durch Einschnürung. Die nutritive Arbeit, die er zu leisten hat, vollzieht der Kern somit seiner ganzen Masse nach gleichmäßig. Für die Arbeit kann sein Körper in derselben Weise wie der eines Chlorophyllkorns zerlegt werden. Wenn somit der nämliche Kern, um seinen Teilungsprodukten die formative Leistungsfähigkeit zu

1) Einiges über Characeen und Amitose, mein Aufsatz in der Wiesner-Festschrift, 1908, S. 24.

sichern, in komplizierte Mitosen tritt, so beweist er eben, daß diese Arbeit an jeder Stelle seines Körpers verschieden ist, und daß alle solche Stellen in dem Teilungsvorgang halbiert werden müssen. Die aus direkter Teilung hervorgegangenen Internodialkerne der Characeen haben sich in allen diesbezüglich mit ihnen angestellten Versuchen als unfähig zur Wiederaufnahme der generativen Arbeit gezeigt. Daran muß immer wieder erinnert werden gegenüber der wiederkehrenden Tendenz, auch das Cytoplasma des Zellleibes, das sich bei seiner Teilung nicht anders als jene ihrer formativen Aufgabe entzogenen Kerne der Characeen, oder wie Chlorophyllkörner verhält, mit der Uebertragung erblicher Eigenschaften bei den höher organisierten Wesen zu betrauen. Von tierischen Eiern ist zudem bekannt, daß sie eine künstliche Abtrennung größerer Cytoplasmamengen von ihrem Körper ertragen, ohne, wenn ihr Kern intakt bleibt, die Fähigkeit einbüßen, einen regelrechten Keim zu bilden. Mit der Vorstellung, daß auch dem Cytoplasma eine Rolle bei der erblichen Uebertragung spezifischer Merkmale zufalle, lassen sich solche Erfahrungen aber kaum vereinigen.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren nach Mikrotomschnitten mit Hilfe des Zeichenprisma entworfen. Als Fixierungsmittel diente Alkohol-Eisessig oder Chromosmiumessigsäure. Die Färbung wurde mit Eisenhämatoxylin vorgenommen.

Tafel I.

Fig. 1—62. Wikstroemia indica von Buitenzorg.

Fig. 1—3. Tapetenzellen des Antherenfaches. In Fig. 1 ruhende Kerne aneinander haftend; in Fig. 2 zwei Kerne im Spindelstadium, der eine in Seiten-, der andere in Polansicht; in Fig. 3 Anaphase, sehr chromosomenreich. Vergr. 1600.

Fig. 4—12. Pollenmutterzellen. In Fig. 4 Synapsis; in Fig. 5 Diakinese; in Fig. 6 und 9 Seitenansichten von Reduktionsspindeln; in Fig. 7 eine schräge Ansicht; in Fig. 8 und 10 Polansichten der Reduktionskernplatte; in Fig. 11 Seitenansicht der Reduktionsspindel bei beginnender Teilung der Kernplatte; in Fig. 12 die beiden homöotypischen Kernspindeln in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 13—33. Diploid-somatische Zellen jugendlicher Gewebe, in Ruhe und mit verschiedenen Teilungsstadien ihrer Kerne. In Fig. 13—16 (von Fig. 15 kommt nur die untere Zelle in Betracht) die verschiedene Verteilung der Chromatinmassen an der Kernwandung; in Fig. 17—21 verschiedene Zustände der Prophasen; in Fig. 23—28 Polansichten der Kernplatten, zum Teil schräg; in Fig. 29 bis 33 Seitenansichten von Kernspindeln, in Fig. 33 mit fortgeschrittener Längsspaltung der Chromosomen; in

Fig. 15 obere Zelle in früher Anaphase. Die Fig. 13 entstammt der innersten Zellreihe eines inneren Integuments, Fig. 14 der äußeren Zellreihe eines inneren Integuments; Fig. 15 sind zwei Nucellarzellen; Fig. 16 aus der äußeren Zellreihe eines äußeren Integuments; Fig. 17 aus dem Scheitel eines jungen Nucellus; Fig. 18 ist eine Nucellarzelle; Fig. 19 und 20 aus dem inneren Integument; Fig. 21—24 aus dem Nucellus; Fig. 25 aus der innersten Zellreihe des inneren Integuments; Fig. 26 aus der Fruchtknotenwandung; Fig. 27—29 der äußeren Zellreihe des inneren Integuments; Fig. 30 dem Nucellus; Fig. 31 einer älteren Integumentzelle; Fig. 32 einer älteren Zelle der inneren Teile einer Receptacularröhre; Fig. 33 dem Nucellus. Vergr. 1600.

Fig. 34. In a oberer Teil einer jungen Samenanlage nach vollzogener erster Teilung der Archesporzelle in die Embryosackmutterzelle und primäre Schichtzelle. In letzterer der Kern im Spindelstadium. Vergr. 400. In b die Schichtzelle mit Kernspindel und angrenzender Dermatogenzelle. Vergr. 1600.

Fig. 35. Etwas älterer Zustand mit Schichtzellen und geteilten Dermatogenzellen am Nucellarscheitel. Vergr. 400.

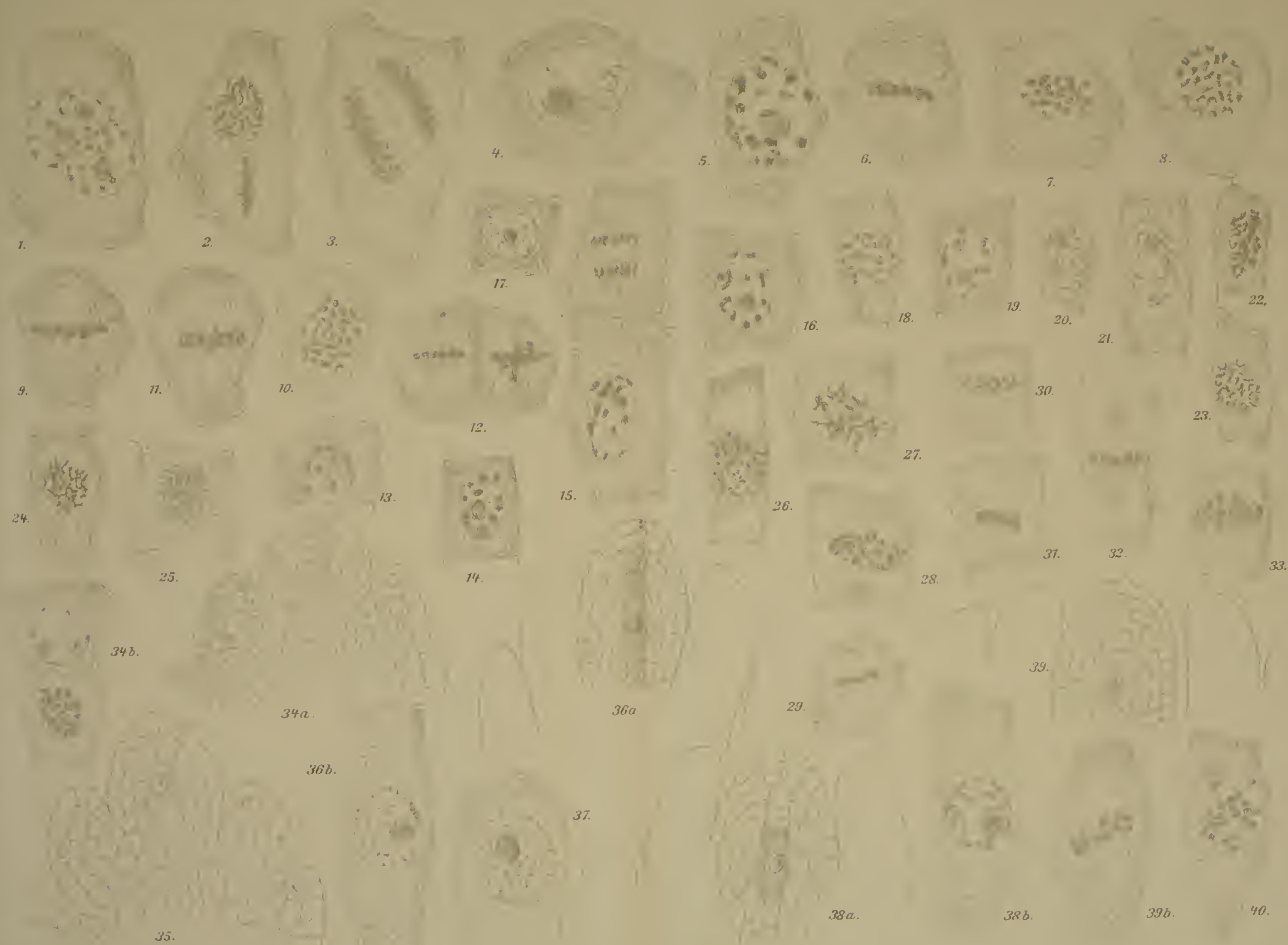
Fig. 36. Noch etwas älterer Zustand. Der Embryosackmutterzellkern in Prophase. In a der ganze Nucellus 400mal vergrößert, in b die Embryosackmutterzelle bei 1600-facher Vergrößerung.

Fig. 37. Eine Embryosackmutterzelle, mit Kern in Prophase. Vergr. 1600.

Fig. 38. In a Nucellus mit mehreren Stockwerken von Schichtzellen und mehrfach geteiltem Dermatogen am Scheitel. Vergr. 400. In b seine Embryosackmutterzelle mit Kern in fortgeschrittener Prophase. Vergr. 1600.

Fig. 39. Etwas weiter fortgeschritten. In a der obere Teil des Nucellus. Vergr. 400. In b die Embryosackmutterzelle mit Kernspindel. Vergr. 1600.

Fig. 40. Embryosackmutterzelle mit schräg orientierter Kernspindel. Vergr. 1600.



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel II.

Fig. 41. In a Nucellus mit stark geneigter Kernspindel. Vergr. 400. Dessen Embryosackmutterzelle in b 1600mal vergrößert.

Fig. 42. Embryosackmutterzelle mit einer beim Schneiden aus ihrer Lage gebrachten Kernspindel. Vergr. 1600.

Fig. 43. Die Embryosackmutterzelle in zwei Tochterzellen zerlegt. Vergr. 400.

Fig. 44. Mittlerer Teil eines Nucellus von entsprechendem Entwicklungszustand. Vergr. 1600.

Fig. 45. Die untere der beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle in beginnender Größenzunahme. Vergr. 1600.

Fig. 46. Die beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle nebeneinander gelegen. Vergr. 1600.

Fig. 47. Das Heranwachsen der unteren Tochterzelle zur Embryosackanlage. Vergr. 1600.

Fig. 48. Drei Zellen als Teilungsprodukte der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1600.

Fig. 49. Vier Zellen als Teilungsprodukte der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1600.

Fig. 50. Die obere der beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle in beginnender Desorganisation. Vergr. 1600.

Fig. 51 und 52. Verdrängung der absterbenden, über und neben der Embryosackanlage gelegenen Zellen. Vergrößerung 400.

Fig. 53. Ausnahmefall der Ausbildung der oberen Tochterzelle der Embryosackmutterzelle zur Embryosackanlage. Die untere Tochterzelle abgestorben und geschrumpft. Vergr. 400.

Fig. 54. Wachstum der Embryosackanlage. In a der ganze Nucellus 400mal vergrößert, in b der Inhalt der Embryosackanlage mit Kern in beginnender Prophase 1600mal vergrößert.

Fig. 55. Embryosackanlage mit Kern in Prophase. Vergrößerung 1600.

Fig. 56. Oberes und unteres Ende einer Embryosackanlage mit je zwei einer eben vollendeten Teilung entstammenden Kernen. Vergr. 1600.

Fig. 57. Annähernd fertiggestellter Embryosack; die Polkerne noch an ihrer Ursprungsstelle. Vergr. 400.

Fig. 58. Fertiger Embryosack, die Polkerne aneinander. Vergr. 400.

Fig. 59. Beginn der apogamen Keimbildung; die Synergiden geschrumpft. Vergr. 400.

Tafel III.

Fig. 60. Mehrzellige Keimanlage. Vergr. 400.

Fig. 61. Etwas ältere Keimanlage. Vergr. 400.

Fig. 62 a und b. Zellen einer jungen Keimanlage. In drei Zellen Teilungsstadien der Kerne. Vergr. 1600.

Fig. 63—73. Daphne Mezereum.

Fig. 63. Diploid-somatische Kernspindel aus der Fruchtknotenwandung. Vergr. 1600.

Fig. 64. Diploid-somatische Kernspindel aus dem Nucellus. Vergr. 1600.

Fig. 65. Diploid-somatische Kernplatte in Polansicht aus dem Nucellus. Vergr. 1600.

Fig. 66. Eine ebensolche aus dem Integument. Vergr. 1600.

Fig. 67. Frühe Anaphase aus der Fruchtknotenwandung. Vergr. 1600.

Fig. 68. Spätere Anaphase aus dem Nucellus. Vergr. 1600

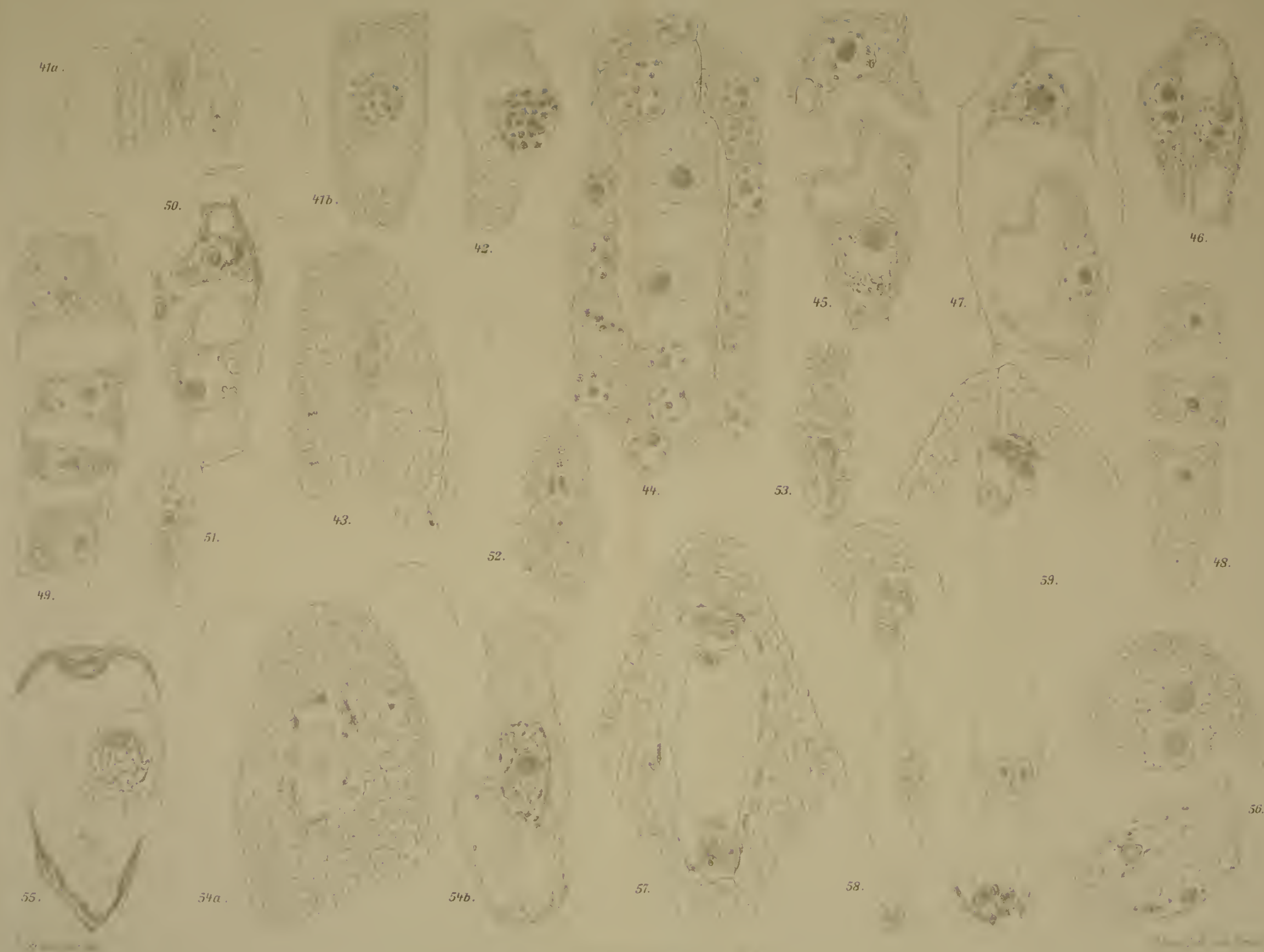
Fig. 69. Pollenmutterzellkern in Diakinese. Vergr. 1600.

Fig. 70. Reduktionsspindel in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 71. Reduktionskernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 72. Die Tochterkerne der Pollenmutterzelle in Prophase Vergr. 1600.

Fig. 73. Die homöotypischen Kernspindeln der Pollenmutterzelle in Seitenansicht und in Polansicht. Vergr. 1600.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Fig. 74—78. Daphne alpina.

Fig. 74. In a die junge Samenanlage im medianen Längsschnitt. Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis. Vergr. 400. In b Embryosackmutterzelle und Mutterzellkern in Synapsis. Vergr. 1600.

Fig. 75. Die aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangene Tetrade. Vergr. 400.

Fig. 76 und 77. Aehnliche Bilder, die Größenzunahme der zur Embryosackanlage werdenden unteren Zelle und die beginnende Verdrängung der drei oberen Zellen zeigend. Vergr. 400.

Fig. 78. Junger Nucellus im medianen Längsschnitt, die weitere Größenzunahme der bevorzugten Embryosackanlage und fortschreitende Verdrängung der drei anderen Anlagen zeigend. Vergr. 400.

Fig. 79—82. Gnidia carinata.

Fig. 79. Ein diploid-somatischer Kern aus dem Nucellus in Prophase. Vergr. 1600.

Fig. 80. Eine Kernspindel mit deutlich längsgespaltenen Chromosomen aus einer Tapetenzelle des Antherenfaches. Vergr. 1600.

Fig. 81. Eine Integumentzelle in der beginnenden Anaphase. Vergr. 1600.

Fig. 82. In a Nucellus im medianen Längsschnitt mit Anaphase der Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle. Vergr. 400. In b Embryosackmutterzelle und Teilungsfigur. Vergr. 1600.

Fig. 83. Wikstroemia indica.

Fig. 83. Medianer Längsschnitt durch Samenanlage, Fruchtknoten und Receptacularröhre. Vergr. 32.

Fig. 84. Daphne Mezereum.

Fig. 84. Medianer Längsschnitt wie der vorige. Vergr. 32.

Fig. 85. Gnidia carinata.

Fig. 85. Medianer Längsschnitt wie die beiden vorausgehenden. Ein Stück aus dem Griffel weggelassen. Vergr. 32.

Fig. 86 und 87. Fragaria virginiana + elatior.

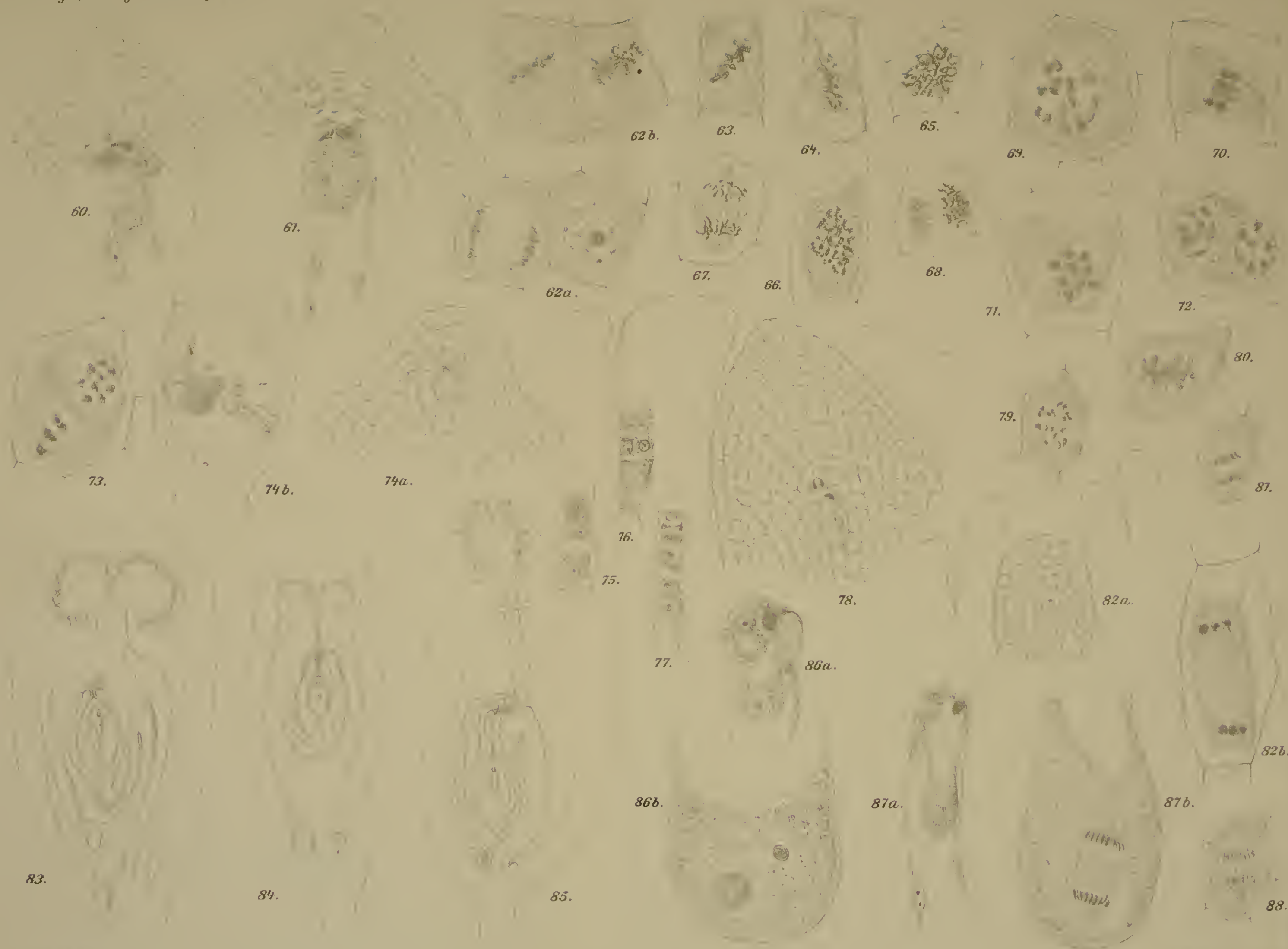
Fig. 86. In a der obere Teil des Embryosackes mit den beiden kopulierenden Kernen im Ei. Darüber die Synergiden, von denen die eine geschrumpft ist. Vergr. 400. In b der die beiden Kerne führende Teil des Eies 1600mal vergrößert.

Fig. 87. In a der obere Teil des Embryosackes, die erste Kernteilung in der noch einzelligen Keimanlage zeigend. Vergr. 400. In b der die Teilungsfigur enthaltende Abschnitt der Keimanlage. Vergr. 1600.

Fig. 88. Fragaria elatior.

Fig. 88. Anaphase der somatischen diploiden Kernteilung aus dem Zentralzylinder der Wurzelspitze. Vergr. 1600.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3492



E. Strasburger del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Printed in Germany

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor an der Universität Bonn.

Heft VII.

Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.

Mit drei lithographischen Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1909.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3492